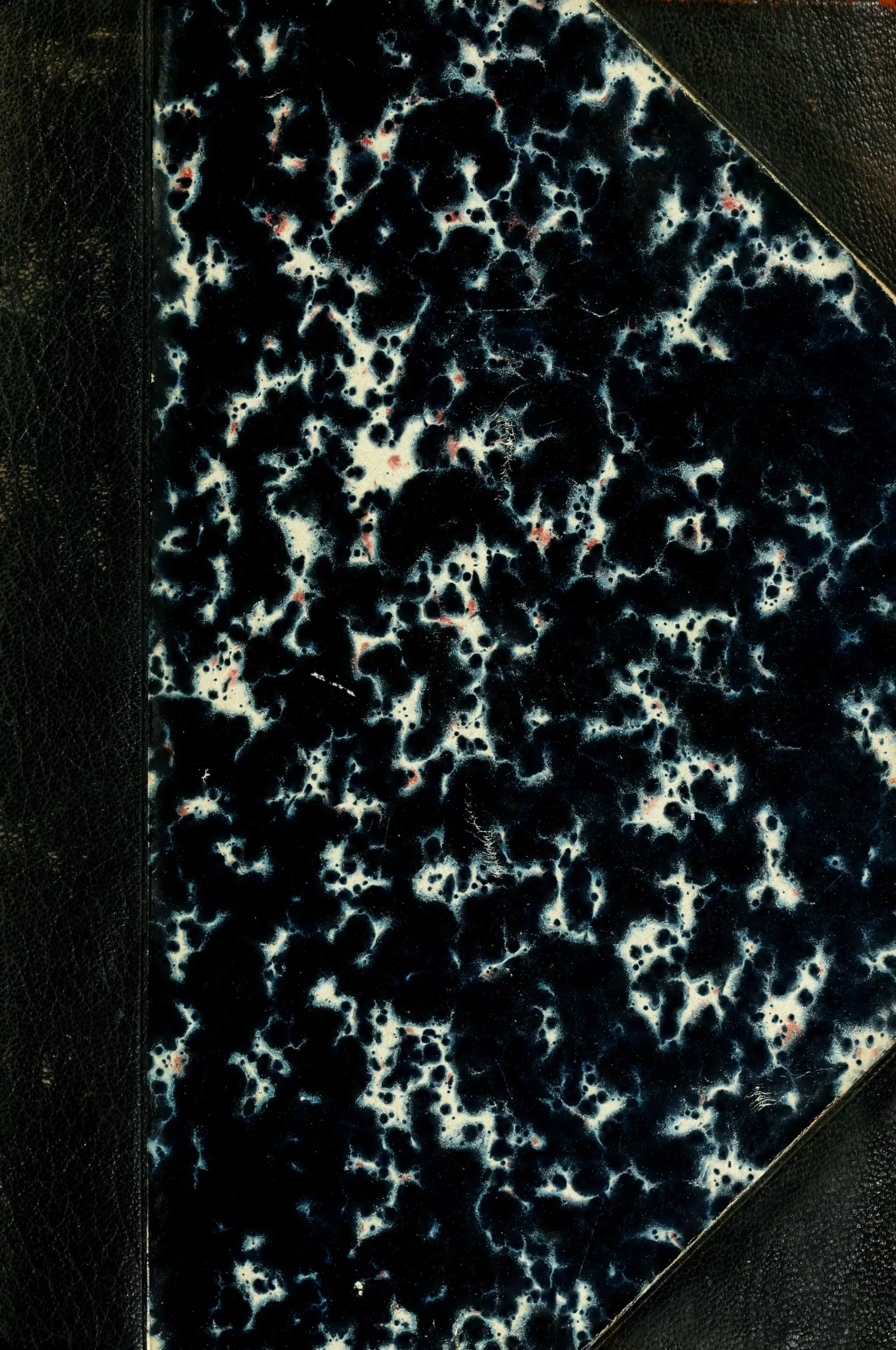
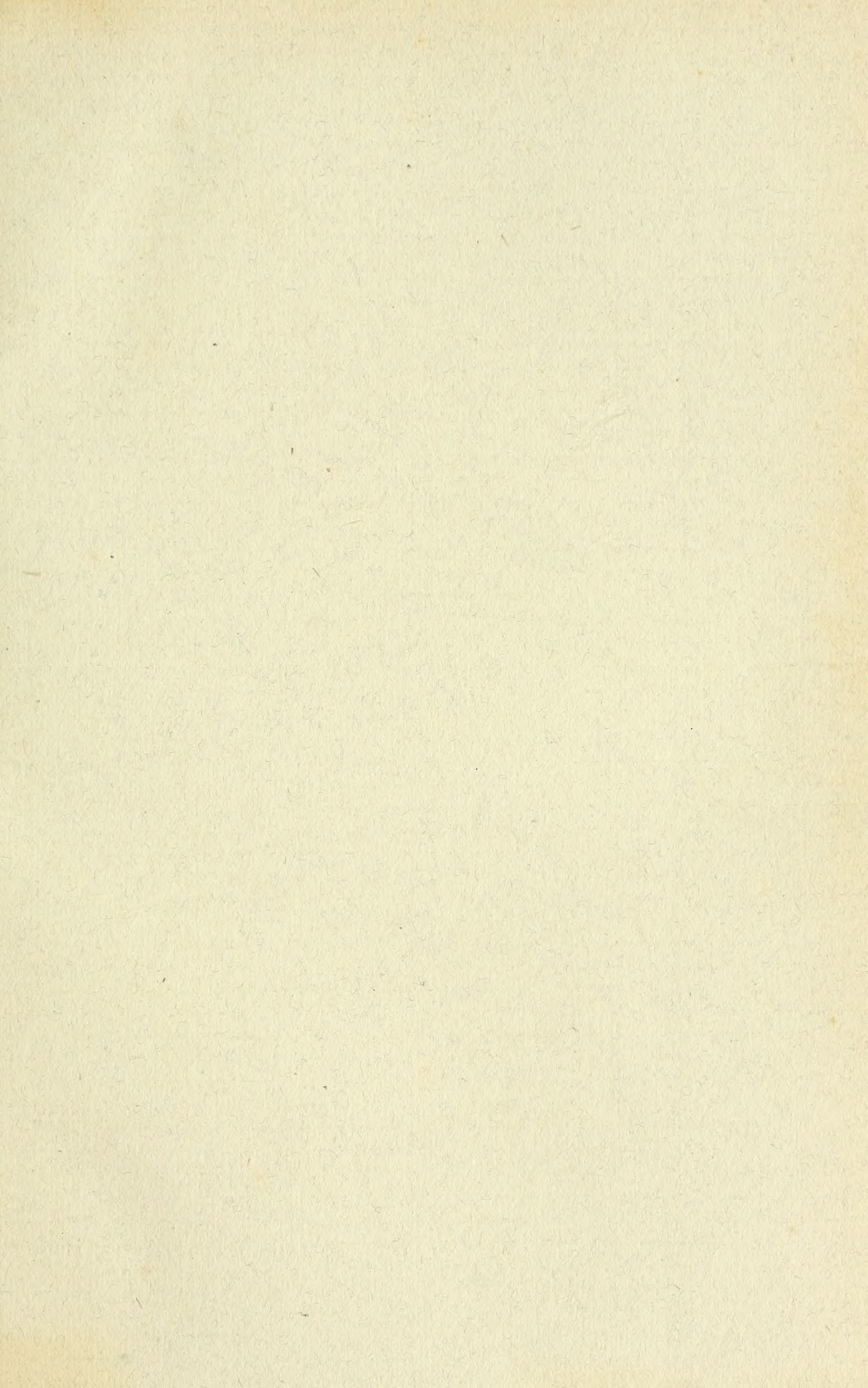
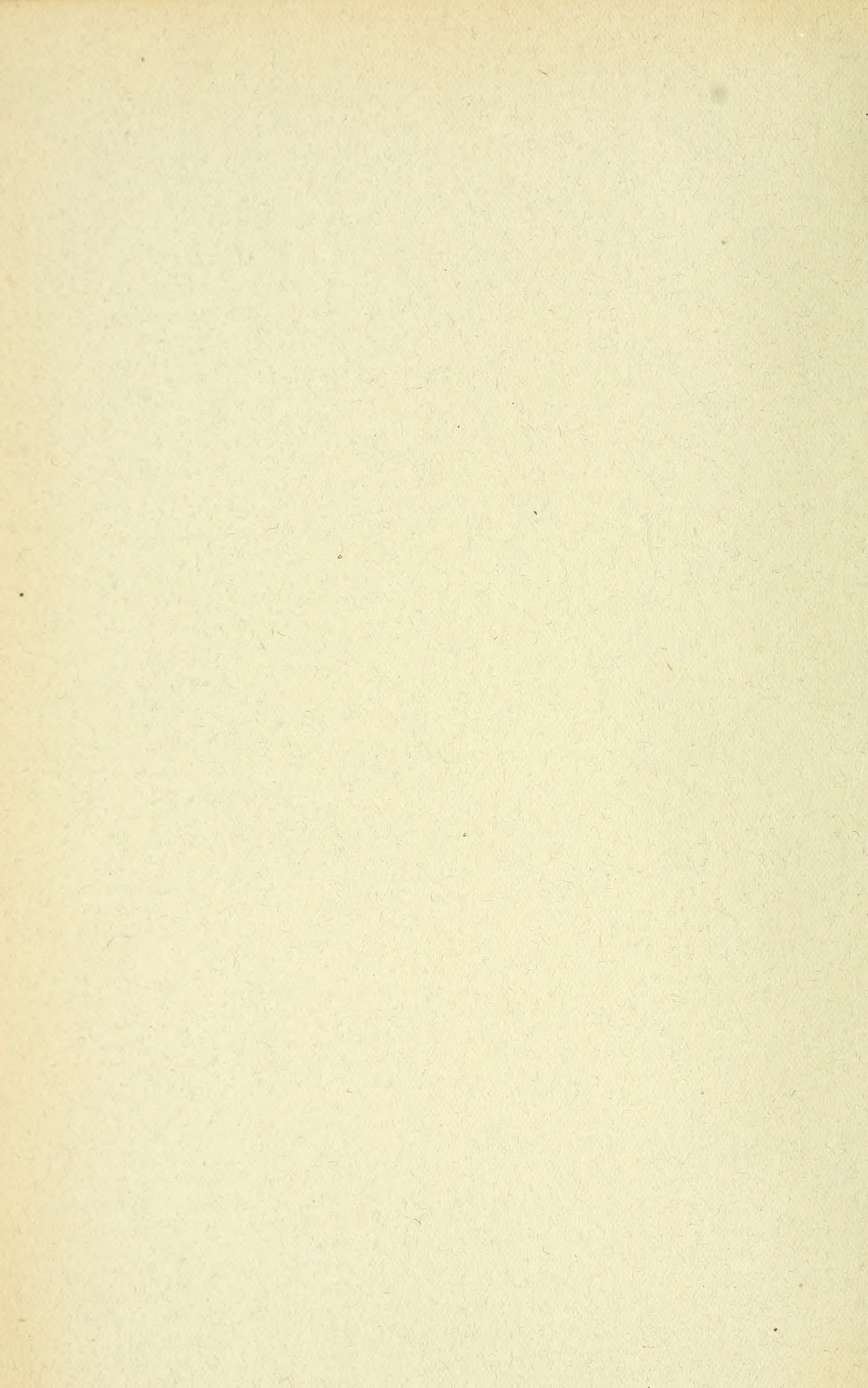












ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

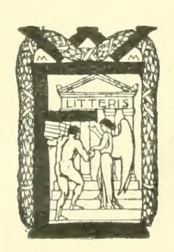
CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTSECHSTER BAND

MIT 186 FIGUREN IM TEXT UND 12 TAFELN



LEIPZIG UND BERLIN
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1913

Inhalt des hundertsechsten Bandes

Erstes und Zweites Heft

Ausgegeben den 15. Juli 1913

Drittes Heft

Ausgegeben den 12. August 1913

Viertes Heft

Ausgegeben den 26. August 1913

Embryologische Studien an Insekten.

Von

Henrik Strindberg,

Lic. phil.

(Aus dem zootomischen Institut der Hochschule zu Stockholm.)

Mit 71 Figuren im Text.

Inhalt.

Vorwort.

Der Zweck der vorliegenden Arbeit war anfangs, eine Untersuchung über die Embryonalentwicklung der Termiten zu geben; denn diese Tracheaten sind embryologisch nur wenig untersucht, indem bisher, meines Wissens, nur zwei kleinere Abhandlungen über dieses Thema von Knower (96, 1900) erschienen sind[1]. (Siehe Anm. S. 3.)

In diesen Arbeiten macht uns der Verfasser mit den ersten Entwicklungsvorgängen im Ei von *Eutermes Rippertii* ?, wie der Blastodermbildung, Entstehung der Embryonalhüllen, des Mesoderms u. a., bekannt.

Dagegen wird die Entodermfrage und die Bildung des Mitteldarmes nicht oder nur oberflächlich behandelt, da Knower dieses in einer späteren Arbeit, die jedoch noch nicht erschienen ist, besprechen wollte.

Es war daher natürlich, daß ich speziell der Keimblätterbildung meine Aufmerksamkeit widmete, denn trotz der großen Anzahl von Forschern, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, ist noch nicht die nötige Klarheit gewonnen.

[1] Das Material von Termiteneiern wurde mir gütigst von dem Herrn Doc. N. Holmgren zur Verfügung gestellt.

Außerdem habe ich die Ontogenese der verschiedenen Organsysteme behandelt und bin dabei vor allem auf die Verwendung des extraembryonalen Blastoderms, Entstehung der Embryonalhüllen, Bildung der Cölomsäckchen, Segmentierung der Embryonen und Bildung des Mitteldarmes näher eingegangen[1].

Im Laufe meiner Arbeit wurde mir klar, daß ein bloßes Literaturstudium nicht ausreichen kann, um die nötige Grundlage zur Vergleichung und Beurteilung zu liefern, sondern daß beinahe notwendig Repräsentanten mehrerer Insektenordnungen untersucht werden müssen.

Es ist eben der Fehler der meisten Arbeiten der Insektenembryologie, daß sie nur eine Beschreibung über die Entwicklung einer oder weniger Arten derselben Gruppe liefern; denn es verlaufen die Vorgänge der Embryonalentwicklung der Insekten keineswegs in solch einheitlicher Weise, wie im allgemeinen angenommen wird.

Die Differenzen sind vielmehr recht erheblich, wenn auch eine Vergleichung nicht auf allzu große Schwierigkeiten stößt.

Ich dehnte somit meine Untersuchung nicht nur über die Termiten, sondern auch über die Ameisen und Coleopteren aus.

Zwar sind die letzten mehrmals studiert worden; sie repräsentieren aber eine hochentwickelte Insektenordnung und dürften daher einen lehrreichen Vergleich mit den niedrig stehenden Termiten bieten.

Die Ameisen dagegen sind nur oberflächlich z. B. von GANIN (69), an Totalpräparaten und Schnitten studiert, während andre Hymenopteren, wie die Bienen, von mehreren Seiten Bearbeiter gefunden haben.

Folgende Arten der drei Insektenordnungen wurden untersucht: Isoptera: *Eutermes rotundiceps*; Hymenoptera: *Formica fusca, rufa, sanguinea, Camponotus ligniperda*; Coleoptera: *Chrysomela hyperici.*

Zum Vergleich habe ich in der Literatur folgende Arthropoden speziell in Betracht gezogen:

Onychophora: KENNEL (85 u. 88), SEDGWICK (85—88), SHELDON (88—89), WILLEY (99), EVANS (02).

Myriopoda: HEYMONS (01).

Apterygota: HEYMONS (97, 05), UZEL (97, 98), CLAYPOLE (98), PHILIPTSCHENKO (12).

Isoptera: KNOWER (1900), HOLMGREN (08).

Odonata: TSCHUPROFF (04).

---

[1] Die Segmentierung des Insektenkopfes wurde von HOLMGREN (08) an Termitenembryonen studiert.

Orthoptera: Ayers (84), Graber (90, 91), Wheeler (89, 93), Cholodkowsky (90, 91), Heymons (95), Nusbaum u. Fulinsky (06, 10).

Neuroptera: Patten (84);

Coleoptera: Nusbaum (88), Wheeler (89), Heider (89), Voeltzkow (89), Lécaillon (98), Deegener (1900), Friederichs (06), Hirschler (09).

Hymenoptera: Bütschli (70), Grassi (84), Koulaguine (92), Carrière u. Bürger (97), Dickel (04).

Rhynchota: Will (88), Hirschler (12).

Diptera: Kowalewsky (86), Bütschli (88), Voeltzkow (89), Graber (89), Escherich (1900), Noack (01).

Lepidoptera: Hatscheck (77), Schwarze (99), Schwangart (04.)

Außerdem sind zahlreiche andre Arbeiten über die Embryonalentwicklung der Arthropoden benutzt, die in dem Literaturverzeichnis wiederzufinden sind.

Zuletzt ergreife ich die erfreuliche Gelegenheit, hier öffentlich meinem verehrten Lehrer, Doc. N. Holmgren, für die Anregung zu dieser Arbeit, für seine wertvolle Unterstützung mit Rat und Tat, die er mir immer hat zuteil werden lassen, sowie Herrn Prof. W. Leche für das Interesse, das er meiner Arbeit geschenkt hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Abteilung I.

Das Ei.

1. *Eutermes.*

Die Eier sind bei *Eutermes* länglich, gegen den micropylaren Pol etwas breiter und besitzen eine deutliche Einbuchtung an der Dorsalseite, was bei der Orientierung für Schnittzwecke eine gute Hilfe leistet.

Während der Entwicklung vergrößert sich sowohl die Länge wie die Breite der Eier nicht nur bei *Eutermes*, sondern auch, wie ich hier vorgreifend bemerken will, bei den Ameisen und *Chrysomela.*

Das Chorion besteht aus einer einzigen farb- und strukturlosen Schicht, die nur am micropylaren Pol eine Facettenskulptur aufweist.

Die Facetten strecken sich wie eine Haube über den ganzen Hinterpol und werden nach unten von den in einem Halbkreis geordneten Micropylen begrenzt.

Hagen (78) ist der erste, der die Micropylen bei den Termiten beschrieben hat.

Er untersuchte Eier von *Termes*-Arten und fand dabei vier oder sechs Micropylen auf jeder Seite in der Nähe des einen Eipols.

Er erwähnt sie als flache Teller, die in der Mitte von einem schmalen Kanal durchbohrt sind. Der Kanal dringt durch das Chorion nach innen und oben in der Richtung gegen den Pol.

Knower (1900) liefert für *Eutermes Rippertii* ? eine eingehendere Beschreibung.

Nach ihm sind die Micropylen 12—18 an der Zahl und an der convexen Seite der Eier halbkreisförmig geordnet. Doch sind sie gegen die Enden des Halbkreises etwas dichter aneinander gedrängt und liegen in verschiedener Höhe.

Bei *Eutermes rotundiceps* sind die Verhältnisse etwas verschieden.

Die Anzahl der Micropylen ist hier im allgemeinen neun; sie kann aber bis zu zwölf anwachsen. Sonst stimmen sie betreffs ihrer Gruppierung und Lage mit den Angaben Knowers überein.

Wie Hagen erwähnt, sind sie flachen rundlichen Eindrücken gleich. Die kanalförmige Verlängerung derselben zeigt aber nahe an der inneren Mündung eine deutliche Einschnürung. Von dieser bis an die Spitze ist der Kanal schmäler als vorher. Die innere Mündung ist somit sehr viel enger als die äußere.

Die Dottermasse ist im fixierten Material aus unregelmäßigen, polygonalen Brocken und Ballen zusammengesetzt, die in der Größe abwechseln und oft miteinander verschmolzen sind. Der Dotter behält wesentlich diese Beschaffenheit während der ganzen Entwicklung bei.

Die Dotterballen sind durch große Hohlräume getrennt, die an lebenden Eiern wohl von solchen Elementen ausgefüllt sind, die bei der technischen Behandlung ausgelöst werden.

Plasmatische Teile sind sehr spärlich in den Hohlräumen vorhanden, wo sie in Form von Fädchen oder als eine die Hohlräume auskleidende Plasmaschicht ausgebildet sind.

Außer den oben erwähnten Plasmateilen ist nur eine sehr dünne Plasmaschicht um die Dottermasse vorhanden, die als Membrana vitellina aufgefaßt werden muß.

Es sollte somit hier ein u. a. von Weismann (63), Will (83), Kowalewsky (86), Heymons (95) erwähntes Keimhautblastem fehlen.

Meiner Auffassung nach ist jedoch kein prinzipieller Unterschied zwischen Keimhautblastem und Membrana vitellina, indem das Keimhautblastem wohl nur als eine stark entwickelte M. vitellina anzusehen ist.

Ein inneres Keimhautblastem fehlt den von mir untersuchten Insekteneiern.

Die Lage des Furchungskernes habe ich beim *Eutermes*-Ei nicht ermitteln können, da das jüngste von mir untersuchte Ei schon drei Kerne hatte, die somit durch zwei Teilungen entstanden waren. Nach Knower soll jedoch der Furchungskern inmitten des Eies bei *Eutermes Rippertii* ? liegen.

Übrigens ist ja die Lage desselben im Insektenei variabel.

Die Vorgänge bei der Reifung der Eier habe ich in keinem Fall studiert, da schon mehrere Arbeiten über dieses Thema von Will (83), Stuhlmann (86), Blochmann (86 u. 87) u. a. vorliegen.

2. *Formica.*

Die Form der *Formica*-Eier ist derjenigen von *Eutermes* sehr ähnlich. Die Einbuchtung liegt, wie bei *Eutermes*, auf der Dorsalseite des Eies.

Das Chorion besteht aus zwei glashellen Schichten, von denen die äußere dicker ist als die innere und sich mit Hämatoxylin und Ehrlich-Biondi blauschwarz bzw. rötlich färbt, während die innere und dünnere mit diesen Färbemitteln ungefärbt bleibt[1].

Gerade am Vorderpol des Eies befindet sich das schon von Ganin (69) erwähnte ovale Micropyl.

Die Dottermasse ist aus großen, rundlichen Ballen zusammengesetzt, die meistens an der Ventralseite und dem hinteren Eipol gelegen sind.

Gegen den vorderen Eipol gehen diese Dotterballen in etwas kleinere über, die von einer mehr plasmatischen Konsistenz sind und oft zu größeren Bildungen zusammenfließen. Speziell in diesem Pol sind zahlreiche Plasmastränge zu sehen, die zwischen den Dotterballen ziehen.

Sonst sind die Dotterballen durch Höhlen und Vacuolen voneinander geschieden.

Die Dottermasse ist von einer deutlichen Plasmaschicht, Membrana vitellina oder Keimhautblastem umgeben, die lateral und auch ventral etwas dicker ausgebildet ist.

3. *Camponotus.*

Die großen Eier von *Camponotus ligniperda* sind prinzipiell wie die *Formica*-Eier gebaut, obschon keine deutliche Einbuchtung an der Dorsalseite vorhanden ist.

[1] Auch bei *Polistes gallica* finden sich im Chorion zwei Schichten, von denen jedoch hier die innere dicker ist (Graber, 89).

4. *Chrysomela.*

Die *Chrysomela*-Eier besitzen ein dünnes einschichtiges Chorion ohne Skulptur und Micropylen.

Die Dottermasse besteht aus kleinen, rundlichen Ballen, die gegen die Eioberfläche kleiner und plasmareicher werden. Eine mäßig dicke Membrana vitellina ist vorhanden. Der Furchungskern befindet sich etwa in der Mitte des Eies.

Abteilung II.

a. **Vorgänge, die zur Bildung der Keimscheibe führen.**

(Bildung und Differenzierung des Blastoderms.)

1. *Eutermes.*

Das reife Ei der Insekten kann als ein Netzwerk von Plasmafädchen aufgefaßt werden, die zwischen sich die Dotterballen fassen und an der Eioberfläche zu einer Membrana vitellina zusammenlaufen.

Der Furchungskern findet sich wohl bei *Eutermes* in der Mitte des Eies und liefert durch Teilungen eine Anzahl von Kernen, die anfangs in der Mittelpartie des Eies gelegen sind.

Die Kerne befinden sich mit größter Wahrscheinlichkeit in den Strängen des Plasmanetzwerkes, was besonders klar bei den Ameisen-Eiern angedeutet ist.

Demnach fasse ich das Ei in den Stadien vor der Blastodermbildung als eine mehrkernige Bildung (Syncytium) auf; die Kerne sind mit einer dünnen, (*Eutermes*) oder dicken (*Formica*) Plasmaschicht umgeben, die mehrere Ausläufer aussendet[1]. Diese entsprechen den oben erwähnten Strängen.

Die den Kern umgebende Plasmaschicht und die Ausläufer derselben sind von mehreren Forschern u. a., Schwarze (99) und Noack (01), derart interpretiert, daß wir nicht Kerne, sondern Zellen vor uns haben, die sich mit Hilfe der pseudopodienartigen Ausläufer amöboid bewegen sollten.

Fassen wir aber das ganze Ei als eine mehrkernige Bildung auf, so können wir nicht von einer amöboiden Bewegung von Zellen sprechen, sondern es werden nur Kerne wahrscheinlich passiv durch Plasmaströmungen in den Strängen bewegt.

[1] Der Kern liegt bei *Eutermes* und *Chrysomela* etwa inmitten der Plasmaschicht, bei *Formica* dagegen exzentrisch (Fig. 6).

Zellen treten dagegen zuerst im Ei auf, wenn die Kerne die Eioberfläche erreicht und sich gegeneinander abgegrenzt haben, d. h. wenn das Blastoderm fertig gebildet ist.

Die Dottermasse nebst den zurückgebliebenen Kernen stellt dann fortwährend bis zur vollständigen Einschließung und Auflösung im Mitteldarm eine mehrkernige Bildung dar.

Die Teilungen der Kerne gehen, wenigstens teilweise, caryokinetisch vor sich, was besonders schön bei den Ameiseneiern zu sehen ist, indem ich hier mehrmals Eier mit etwa 50 Teilungsspindeln habe beobachten können.

Bei *Eutermes* dagegen sind die Mitosen sehr selten und die Zahl der Kerne eine geringe. Die Teilungsebene der Kerne ist in keiner Weise zur Eioberfläche orientiert.

Von mehreren Forschern, u. a. WHEELER (89), SCHWARZE (99) und SCHWANGART (04), wurde ausgesprochen, daß sich die Kerne direkt teilen sollten. Es scheint auch mir, als ob eine direkte Teilung der Kerne, wenigstens bei *Eutermes*, nicht ganz ausgeschlossen wäre, denn es gibt Kerne, die eine Einschnürung in der Mitte zeigen, was wahrscheinlich auf eine direkte Teilung hindeutet (Fig. 2, *k''*).

Auch sind oft lappige Kerne zu sehen, von denen sich möglicherweise die Lappen abschnüren, denn es liegen hier und da mehrere ungleich große Kerne dicht aneinander in einen gemeinsamen Plasmamantel eingehüllt (Fig. 1—4).

Solche zusammengesetzte Bildungen können ja, was wahrscheinlicher erscheint, durch mehrere indirekte oder direkte Teilungen eines Kernes entstehen.

Sie kommen auch bei den Ameisen- und *Chrysomela*-Eiern vor, und sind u. a. von LÉCAILLON (98) und SCHWARZE (99) beobachtet.

Im allgemeinen ist von den Kernen beim *Eutermes*-Ei zu sagen, daß sie sehr verschieden gestaltet sind und eine außergewöhnliche Größe erreichen können.

Die Kerne und, wie es scheint, auch die mehrkernigen Bildungen werden indessen nach außen geführt, um im Plasma eingebettet an der ganzen Eioberfläche aufzutauchen[1].

Sie sind anfangs hier sehr spärlich, was wohl darin zu suchen ist, daß ursprünglich nur wenige Kerne im Dotter vorhanden waren, und daß nicht alle diese die Eioberfläche erreichen, indem einige im Dotter

[1] Vielleicht entstehen einige der mehrkernigen Bildungen an der Eioberfläche durch mehrere Teilungen eines oberflächlichen Kernes, wie es für *Phyllodromia* und *Gryllotalpa* beschrieben ist, obschon es sich hier um »Zellen« handelt.

bleiben und zu Dotterkernen werden, wie ich es auch bei Ameisen und *Chrysomela*-Eiern gefunden habe, während bei andern Insekten, z. B. *Phyllodromia* und *Neophylax* alle Furchungskerne an die Oberfläche gelangen sollen.

An der Eioberfläche schwinden bald die mehrkernigen Bildungen, indem wohl die Kerne derselben auseinanderrücken, und die einzelnen Kerne sich ganz superficiell lagern.

In diesem Stadium treten wieder die Kerne in eine mitotische Teilung ein. Hierbei ist zu bemerken, daß die Äquatorialplatte bisweilen tangentiell orientiert ist. Die Teilung erfolgt somit in radiärer Richtung.

Nach der ersten Teilung eines solchen Kernes liegt also der eine Tochterkern nach innen von dem andern. Das weitere Schicksal dieses inneren Kernes ist mir unbekannt. Entweder wird wohl derselbe in den Dotter hineingeführt, und wird zu einem Dotterkern, oder derselbe gelangt an die Oberfläche des Eies, um später an der Blastodermbildung teilzunehmen.

In demselben Ei kommen auch tangentielle Teilungen vor, die allem Anschein nach direkt zur Vermehrung der oberflächlichen Kerne führen.

Diese letzteren sind anfangs, wie oben angedeutet wurde, über den größten Teil der Eioberfläche sehr spärlich vertreten.

Nur an einer Stelle bemerkt man eine starke Anhäufung derselben, indem am Hinterpol des Eies an der Ventralseite eine Menge von Kernen zu sehen ist, die wahrscheinlich durch Teilungen und wohl auch durch eine Zuströmung von naheliegenden Kernen entstanden ist.

Der Kernkomplex stellt anfangs eine längliche Bildung dar, die sich an Sagittalschnitten etwa von der Eimitte bis zum Punkt unter den Micropylen streckt, wo später die Keimscheibe zu liegen kommt (Fig. 1, vgl. Schema I, Fig. *A*, S. 72).

Die Kerne teilen sich selten caryokinetisch und sind, wie ich für die übrigen Kerne des Eies hervorgehoben habe, oft lappig und miteinander wie in kleineren Komplexen vereinigt.

Die zahlreichen, rundlichen Ballen rings um die Kerne sind Reste von Dotterkugeln, die wohl von den Kernen zerteilt und absorbiert sind.

In den Fig. 1—3 sind verschiedene Phasen der Kernströmung nach oben dargestellt.

Wenn die Kernströmung beendigt ist, liegen die Kerne oberflächlich aneinander als eine kurze konische Bildung unter den Micropylen. Sie grenzen sich deutlich voneinander ab und beginnen alle sich tangentiell zu ordnen (Fig. 3 u. 4).

Die Zellen, die anfangs von verschiedener Größe sind, treten alsbald in indirekte Teilungen ein und werden dadurch vermehrt und



Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5.

Erklärung sämtlicher Figuren und der Buchstabenbezeichnung am Ende der Abhandlung s. S. 223—224.

in kleinere Zellen von derselben Größe umgewandelt (Fig. 4 u. 5 *k'*). Die Teilungen sind in keiner Weise regelmäßig orientiert.

Von der Oberfläche gesehen tritt die Zellmasse an Totalpräparaten als ein weißlicher Fleck, die Keimscheibe, hervor.

Gleichzeitig gehen wohl auch die übrigen Kerne der Eioberfläche in Zellen über und bilden ein Plattenepithel, das unmittelbar mit der oben erwähnten mehrschichtigen Keimscheibe in Verbindung steht[1]. Die Eioberfläche ist somit in diesem Stadium von Zellen bedeckt, d. h. das Blastoderm ist fertig gebildet.

Das Blastoderm stellt aber nicht eine gleichartige Zellschicht über die ganze Eioberfläche dar, sondern ist von Anfang an in zwei wohl gesonderte Partien differenziert.

Die oben erwähnte mehrschichtige Zellplatte, die Keimscheibe, kann auch als embryonales Blastoderm bezeichnet werden, das vor allem die Anlage des Embryonalkörpers enthält, wie auch die Anlage des Amnions oder wenigstens Zellen, die den Amnionzellen homolog sind, Ameisen (siehe weiter die Abteilung über die Embryonalhüllen!).

Der übrige Teil des Blastoderms ist also als extraembryonales Blastoderm zu bezeichnen, das später ganz oder teilweise (Ameisen) in die seröse Hülle umgewandelt wird.

Über die Bildung der Keimscheibe, Germ-disc, beim Termitenei hat sich schon vorher Knower (1900) geäußert. Er hat dabei zwei Fragen zur Beantwortung aufgestellt:

1) Is the disc formed immediately during the segmentation, by cells wandering directly to the point on the surface, where the disc is to appear?

2) Is a Blastoderm over the entire yolk surface first formed as a result of segmentation, and then the disc from its cells?“ l. c. 512. Die letztere Frage hat Knower bejahend beantwortet.

Nach Knower soll somit die Keimscheibe der Termiten derart entstehen, daß die Blastodermzellen im Hinterpol des Eies sich lebhaft teilen und gleichzeitig andre Zellen von dem vorderen nach dem hinteren Pol wandern, um hier zusammen eine Keimscheibe durch Konzentration von Blastodermzellen zu bilden.

Es scheint, als ob Knower Totalpräparate studiert habe um die oben erwähnten Fragen beantworten zu können, denn es heißt: ”In properly prepared material the changes that lead to the appearence

[1] Die Zellbildung tritt wenigstens bei den Ameisen und *Chrysomela* sehr deutlich hervor.

of the embryonic disc can be most distinctly traced in entire transparent eggs studied in clove oil, cedar oil and balsam“ (l. c. 513).

Ich habe auch Totalpräparate zu studieren versucht, was sich aber nicht als vorteilhaft erwies. Ich verwandte daher Schnittserien und bin dabei, wie ich hier oben dargelegt habe, zu ganz andern Resultaten gekommen.

Die Möglichkeit darf wohl ausgeschlossen werden, daß sich die Keimscheibe bei zwei *Eutermes*-Arten in verschiedener Weise bilden sollte. Vielmehr halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß Knower der oben erwähnten Zuströmung der Kerne zum Konstituieren der Keimscheibe keine genügende Aufmerksamkeit hat schenken können, da er hauptsächlich Totalpräparate studierte, denn es scheint, als ob Knower wirklich eine Kernströmung gesehen habe, wenn wir seine erste Frage berücksichtigen.

Ich will hier kurz bemerken, daß, wenn meine Auffassung richtig ist, die Keimscheibe bei den Termiten etwas anders als bei den übrigen Pterygoten gebildet wird, indem bei den Termiten eine ungemein frühzeitige Differenzierung derjenigen Kerne stattfindet, die zur Bildung der Keimscheibe bestimmt sind, wodurch natürlich auch die Differenzierung des Blastoderms sehr früh zum Ausdruck kommt.

2. *Formica.*

Die ersten Stadien der Embryonalentwicklung bei *Formica* finden schon von Blochmann (84) eine kurze Erwähnung. Hier sollen die Vorgänge im Ei ausführlicher besprochen werden.

Der Furchungskern im Vorderpol des Eies liefert durch mehrere mitotische Teilungen eine Anzahl von großen, rundlichen Kernen, die je in einem Plasmahof exzentrisch eingebettet liegen (Fig. 6).

Fig. 6.

Der Grund zu der excentrischen Lage der Kerne ist vielleicht darin zu suchen, daß die Kerne alle zusammen in Bewegung sind und daß dabei die Kerne vorausgehen. Denn in einem etwas älteren Ei ist die größte Zahl der Kerne gegen die Eioberfläche geschoben und bildet zusammen an Längsschnitten eine ovale Figur, deren Umriß in der Vorderhälfte des Eies mit der Eioberfläche nahezu parallel ist (Fig. 7).

Die Kerne, die sich in früherem Stadium indirekt lebhaft teilen

sind speziell im Vorderteil des Eies deutlich durch grobe Plasmastränge miteinander verbunden.

In den letzten Stadien der Kernbewegung haben die Teilungen aufgehört, um wieder in der Eioberfläche aufzutreten.

Die Kerne erreichen die Eioberfläche zuerst in der Vorderhälfte des Eies, wo sie eine gürtelförmige Zone nahe am Vorderpol einnehmen. Der Vorderpol und die Hinterhälfte des Eies sind somit noch nicht von Kernen bedeckt. Dies findet erst allmählich statt, zuerst am Vorderpol und dann über den Rest der Eioberfläche, je nachdem die noch im Dotter befindlichen Kerne successiv die Eioberfläche erreichen.

Die oberflächlichen Kerne liegen somit in einer Plasmaschicht eingebettet, die teils von der Membrana vitellina, teils auch von dem während der Kernwanderung herbeigeführten Plasma gebildet ist.

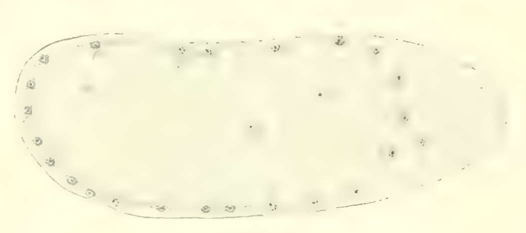


Fig. 7.

Noch ehe die Kerne von innen auch die Hinterhälfte der Eioberfläche erreicht haben, treten sie alle wieder in Teilung; dabei ist jedoch zu bemerken, daß die Teilungen, die tangential und longitudinal orientiert sind, nicht nur allen schon oberflächlichen Kernen, sondern auch den noch im Dotter befindlichen zukommen.

Es scheint, als ob diese indirekten Kernteilungen bis zur Blastodermbildung in ganz bestimmten Perioden verlaufen.

Die erste Periode liefert eine Anzahl von Kernen, die sich etwa parallel mit der Eioberfläche zu ordnen beginnen.

Dann folgt eine zweite Periode, wo die sich ordnenden Kerne beträchtlich vermehrt werden.

Während der weiteren Strömung nach außen scheinen die Teilungen aufgehört zu haben, um dann wieder an der Oberfläche einzutreten. Dies ist somit als eine dritte Periode zu betrachten.

Erst wenn die ganze Eioberfläche von Kernen bedeckt ist, grenzen sich Blastodermzellen ab.

Die Abgrenzung der Zellen ist anfangs partiell, indem zuerst nur Seitenwände gebildet werden.

Das Protoplasma der seitlich abgegrenzten Zellen steht somit eine Zeitlang mit dem Dotterplasma im Zusammenhang. Erst später erfolgt eine Abgrenzung nach innen, wobei speziell an den Polen Dotterballen

in den Zellen aufgenommen werden, was an die superficielle Dotterzerklüftung erinnert, die bei *Camponotus* stattfindet (siehe S. 16).

Bei der Bildung der Blastodermzellen ist zu bemerken, daß mit größter Wahrscheinlichkeit Zellen nur an der Ventralhälfte der Eioberfläche gebildet werden, so daß die Dottermasse wie in einen muldenförmigen Verband von Blastodermzellen zu liegen kommt.

Dorsal habe ich dagegen keine Zellbildung beobachten können,



Fig. 8.

sondern es scheint, als ob hier fortwährend eine oberflächliche mehrkernige Plasmaschicht beibehalten würde, die sehr scharf von dem Zellverband der Ventralseite abgegrenzt ist (Fig. 8).

Es ist etwas schwierig, die betreffende mehrkernige Bildung an Schnitten zu studieren. Dafür eignen sich viel besser mit Boraxcarmin gefärbte Totalpräparate, indem die kleinen Kerne sich sehr dunkel färben und sich dadurch gut von den Kernen der Blastodermzellen unterscheiden lassen.

Meiner Ansicht nach ist somit die Eioberfläche ventral von Blastodermzellen, dorsal von einer Plasmaschicht mit Kernen bedeckt.

Die im Dotter zurückgelassenen Kerne sind besonders dicht unter den Blastodermzellen speziell lateral und polar zu sehen und durch Plasmastränge miteinander verbunden.

Wenn wir die Blastodermzellen näher studieren, finden wir, daß sie nicht alle gleichartig gebaut, sondern je nach der Gegend verschieden sind.

Etwa das mediane Drittel der Zellschicht besteht aus hohen, dichtgedrängten Zellen, deren scharf umschriebene Kerne wie in den Zellen des Hinterpols ganz an die Zellspitze geschoben sind.

Lateral werden sie allmählich etwas verkürzt und grenzen scharf abgesetzt unmittelbar an das »Dorsalsyncytium« (Fig. 8, *ds*).

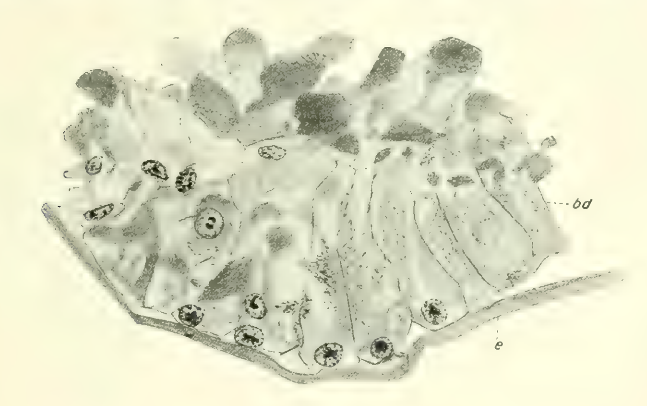


Fig. 9.

Nach vorn sind an Sagittalschnitten die Zellen kubisch; der Kern ist anfangs in der Mitte gelagert.

Am Hinterpol werden die Zellen länger, liegen aber locker aneinander gefügt und ragen mit ihrer Außenfläche höckerartig hervor.

An dieser Stelle werden frühzeitig einzelne Zellen nach innen gedrängt, die mit den oberflächlichen ein Klümpchen von Zellen bilden, und sich später durch den Reichtum an Mitosomen auszeichnen (Fig. 9).

Diese letzteren Zellen sind von denjenigen des medianen Drittels von einer vierten Zone von mehr kubischen, vacuolenreichen Zellen geschieden, wodurch die Blastodermschicht in vier wenig scharf abgegrenzte Zonen von verschieden gebauten Zellen geteilt ist.

Die zweite Zone stellt das embryonale Blastoderm, die Keimscheibe, dar. Die übrigen sind somit zusammen als extraembryonales Blastoderm zu bezeichnen.

3. *Camponotus.*

Die Vorgänge im Ei, die zur Bildung und Differenzierung des Blastoderms führen, spielen sich bei *Camponotus* prinzipiell in derselben Weise ab, die ich für *Formica* beschrieben habe.

Das Blastoderm bedeckt, wenn fertig gebildet, die ganze Eioberfläche, obschon doch zu bemerken ist, daß die Abgrenzung der Zellen vorn an der Dorsalseite sehr verzögert wird (Fig. 10, *ds*).

Es gibt somit hier eine Stelle, wo eine Zeitlang die Dotteroberfläche nicht von Zellen, sondern von einer dorsalen mehrkernigen Plasmaschicht bedeckt ist, ganz wie ich es für *Formica* erwähnt habe.



Fig. 10.

Bei der Abgrenzung der Kerne bilden sich, wie bei *Formica*, zuerst die Seitenwände aus, wodurch der Plasmainhalt der partiell abge[illegible]en Zellen mit dem Plasma des Dotters in unmittelbarer Verbindung bleibt.

Wenn auch die Abgrenzung nach innen erfolgt, geraten doch zahlreiche Dotterelemente in die Zellen, wodurch nicht nur die oberflächliche Plasmaschicht, wie bei den Insekten im allgemeinen, sondern auch die oberflächliche Schicht des Dotters zerklüftet wird (Fig. 10)

Wir haben somit in der Tat auch eine superficielle, primäre Dotterzerklüftung vor uns, indem bei *Camponotus* die Furchung vielleicht wegen des Plasmareichtums der Eier, ziemlich tief in den Dotter greift.

Die völlig abgegrenzten Zellen sind somit distal von Plasma, proximal von Dotterkugeln erfüllt; die letzteren sind bei den unten

erwähnten Zellen des embryonalen Blastoderms sehr spärlich vertreten und gehen alsbald zugrunde.

Wenn man das so gebildete Blastoderm an Totalpräparaten und Schnitten studiert, läßt sich dasselbe ohne Schwierigkeit in mehrere Querzonen zerlegen, die allerdings noch nicht scharf voneinander abgesetzt sind. (Fig. 10, Zone *a*, *b*, *c*, *d*; Fig. 13).

Sowohl Vorder -als Hinterpol des Dotters ist haubenartig von ziemlich hohen Zellen bedeckt, die am Vorderpol durch zahlreiche Dottereinschlüsse, am Hinterpol durch ihren Reichtum an Mitosomen und dadurch, daß sie höckerartig über der Oberfläche entspringen, ausgezeichnet sind. Der Zellkern befindet sich, wie in den übrigen Zellen des Blastoderms, distal gedrängt.

Die Mittelpartie des Blastoderms, die also zwischen den beiden Polarzonen gelegen ist, läßt sich wieder in zwei ziemlich gut abgegrenzte Zonen zerlegen, die in der Länge etwa dieselbe Ausdehnung besitzen (Fig. 10, Zone *b*, *c*).

Die vordere scheint an Totalpräparaten aus den kleinsten Zellen des Blastoderms zu bestehen und stellt eine dunkle, körnige Masse dar, die nicht gürtelförmig, sondern halbiert ist, indem ja dorsal das »Dorsalsyncytium« noch beibehalten wird.

Schnitte durch die betreffende Zone lehren, daß dieselbe von ungemein langgestreckten, schmalen Zellen aufgebaut ist, die nur wenige, bald schwindende Dottereinschlüsse besitzen und zusammen das embryonale Blastoderm darstellen. (Fig. 10, Zone *b*; vgl. Fig. 8 *Formica.*)

Das embryonale Blastoderm nimmt somit eine verhältnismäßig kleine Partie des ganzen Blastoderms ein.

Die hintere, dritte Zone ist dagegen gürtelförmig und aus großen kubischen, rundlichen oder polygonalen Zellen zusammengesetzt. Speziell ventral am Hinterrande der Zone sind sie sehr groß und lenken dadurch sofort die Aufmerksamkeit auf sich, während sie nach vorn immer kleiner werden.

Unmittelbar nach der Blastodermbildung ist somit das Blastoderm in vier Zonen geteilt, von denen die zweite nicht gürtelförmig, sondern halbcylindrisch ist und als embryonales Blastoderm oder Keimscheibe angesehen werden muß.

Das »Dorsalsyncytium« ist also vorn und hinten von der ersten und dritten, unten von der zweiten Zone begrenzt.

4. *Chrysomela.*

Die Bildung und Differenzierung des Blastoderms bietet bei *Chrysomela* weniger von Interesse.

Das Blastoderm, wenn fertig gebildet, stellt, wie unter den übrigen untersuchten Coleopteren, eine Schicht von kubischen Zellen dar, die gleichmäßig über die ganze Eioberfläche verbreitet sind.

Eine Differenzierung des Blastoderms findet erst später statt. Das embryonale Blastoderm tritt dann an Totalpräparaten als ein dunkler rundlicher Bezirk ventral nahe am Hinterpol des Eies auf.

Sagittalschnitte durch denselben lehren, daß hier die Zellen beträchtlich in die Länge gestreckt sind und zusammen eine rundliche Masse bilden, die von Heider (89) als »Keimhügel« bezeichnet wurde, und allmählich in das extraembryonale Blastoderm übergeht.

Das embryonale Blastoderm ist bei *Chrysomela* insofern bemerkenswert, daß dasselbe nicht, wie bei den Isoptera und Hymenoptera, von Anfang an mehr oder minder scharf von dem extraembryonalen Blastoderm abgesetzt ist, und daß dasselbe in folgenden Stadien nach vorn über eine viel größere Area ausgedehnt wird, indem immer neue Zellen in die Länge gestreckt werden und sich dadurch als embryonale Blastodermzellen dokumentieren.

b. Allgemeines über die Bildung und Differenzierung des Blastoderms nebst einigen Bemerkungen über die Eifurchung.

In Abteilung II, Abschnitt a, wurde einfach die Bildung und Differenzierung des Blastoderms der von mir untersuchten Insekten beschrieben. Wir wollen hier auf dieselben Vorgänge bei den Insekten im allgemeinen etwas näher eingehen und dabei auch die Furchung der Insekteneier besprechen. Es ist ratsam, mit der letzteren Frage zu beginnen.

Allgemein wird ja die Meinung vertreten, daß die Menge des Nahrungsdotters einen Einfluß auf den Furchungsmodus der Eier ausübe.

Wir finden somit bei dotterarmen Eiern eine totale Zerklüftung, während die dotterreichen Eier nur partiell in Furchungszellen, Blastomeren, zerlegt werden.

Bei dem ersten Typus wird das spärliche Dottermaterial ganz auf die Furchungszellen verteilt, bei dem zweiten dagegen bleibt die größte Partie der Dottermasse ungefurcht.

Das letztere trifft nun für die Insekteneier zu.

Anstatt in dem ersten Furchungsstadium in zwei Zellen zerlegt

zu werden, wird das Insektenei nur zweikernig; durch wiederholte Teilungen der Kerne, kann die Zahl derselben bis zu hundert oder mehr anwachsen, wie ich im Ameisenei, *Formicā*, gefunden habe.

Die hier geschilderten Vorgänge im Insektenei können zusammen als Kernfurchung bezeichnet werden.

Eine Ausnahme von der Regel finden wir nur bei den Collembolen, wo Claypole (98) bei den Eiern von *Anurida maritima* eine totale Furchung gefunden hat. Die Eier von *Anurida* sind auch sehr dotterarm. Die Dotterballen liegen an der Peripherie angehäuft, während im Innern des Eies eine große Plasmainsel zahlreiche Ausläufer an die Eioberfläche sendet, wo sie mit der hier befindlichen Plasmaschicht in Verbindung treten.

Bei *Anurida* begegnen wir somit einer wirklichen Zellfurchung, wodurch das Ei nicht einfach mehrkernig wird, wie bei den übrigen Insekten, sondern in eine Anzahl von Zellen, Blastomeren, zerfällt, die zusammen eine solide Morula bilden. Hier wird also auch das spärliche Dottermaterial ganz auf die verschiedenen Blastomeren verteilt.

Bei den übrigen Insekten können wir erst von einer Zellfurchung sprechen, wenn die Kerne die Eioberfläche erreicht haben und sich hier, von Plasma umgeben, von einander scharf abgrenzen.

Die Zerklüftung betrifft aber nicht die Dottermasse, die fortwährend ungefurcht bleibt, sondern nur die oberflächliche Plasmaschicht, die Membrana vitellina, der Eier; die Furchung ist eine superficielle.

Nicht immer wird aber nur die Membrana vitellina zerklüftet; denn meine Untersuchungen an den Ameiseneiern, *Camponotus* und *Myrmica*, lehren unzweideutig, daß auch die oberflächliche Schicht der Dottermasse in die Furchung mit hineingezogen werden kann. Der Grund hierzu ist wohl in dem Plasmareichtum der Ameiseneier zu suchen.

Die Zellbildung an der Eioberfläche wird ja als Blastodermbildung bezeichnet. Nach Beendigung derselben stellt das »Ei« eine Dottermasse dar, die nach außen von einer Zellschicht, dem Blastoderm, umgeben ist.

Nur in selteneren Fällen sind die Blastodermzellen, wie z. B. bei den Coleopteren, alle gleich gebaut. Für gewöhnlich sind sie je nach der Gegend verschieden, wie wir es unter den Hymenoptera kennen gelernt haben.

Bei den letzten ist auch zu bemerken, daß die superficielle Zerklüftung nur partiell wird, indem dorsal beim Ameisenei eine Furchung

nicht zum Ausdruck kommt, *Formica*, oder, wie bei *Camponotus*, eine Zeitlang verzögert wird.

Ähnliches wie bei *Formica* wurde unter andern Hymenopteren auch für die Biene, DICKEL (04), beschrieben.

DICKEL drückt sich über dieses Thema etwas unklar aus. Nach seinen Abbildungen zu urteilen wird jedoch dorsal das Blastoderm unterbrochen, indem hier die blastodermbildenden Zellen nur locker aneinander liegen. Diese »offene« Stelle wird von DICKEL als Blastoporus bezeichnet und entspricht allem Anschein nach dem ungefurchten Teil der Eioberfläche der erwähnten Ameisen, der jedoch hier eine sehr viel größere Ausdehnung besitzt.

Die von DICKEL angewandte Bezeichnung »Blastoporus«, ist wohl nicht zulässig, da man ja unter Blastoporus nur die Gastrulationsöffnung versteht. Eine Gastrulation findet aber nach DICKEL erst später am Vorderpol des Eies statt.

Der Blastoporus wird dann von dem Blastoderm geschlossen, nachdem eine Menge von »Dotterzellen«, Dotterzellpfropf, einen provisorischen Verschluß des Blastoporus bewirkt haben.

Wenn wir frühere Untersuchungen über die Biene, GRASSI (84), berücksichtigen, scheinen die Verhältnisse denselben ähnlich zu sein, die von DICKEL dargelegt wurden, indem auch hier der Verband der Blastodermzellen dorsal wie unterbrochen wird: «il loro numero invece e diventato di gran lunga più piccolo, sicché appaiono disseminate in guisa da lasciare il tuorlo scoperto in molti punti», und weiter, «Mi resta da aggiungere che le cellule mediane dorsali diventano rarissime fino ad esservene appena qualcuna di numero», l. c. 153.

Nach GRASSI wird somit das Blastoderm zuerst über die ganze Eioberfläche gebildet, eine Ansicht, die auch später von CARRIÈRE u. BÜRGER (97) für *Chalicodoma* bestätigt wurde, indem hier: »Seiten und Rücken mit plattenförmigem Epithel bedeckt sind. Von dem, was wir sonst Epithel nennen, unterscheidet sich aber diese Zellenschicht dadurch, daß die benachbarten Zellen nur in ganz loser Verbindung stehen, so daß Verschiebungen jeder Art und vollkommene Trennung während der folgenden Entwicklungsperiode jederzeit ebenso leicht vor sich gehen wie beliebige Formveränderungen« (l. c. 279).

Später soll das Plattenepithel schwinden und Seiten und Rücken nackt lassen.

Bei der Mehrzahl der Insekten und bei allen von mir untersuchten werden nicht alle Furchungskerne an die Eioberfläche geführt, indem ein Teil derselben im Dotter bleibt, um hier in der späteren Embryonal-

zeit vermutlich in der Auflösung und Vorbereitung des Nahrungsmaterials eine Rolle zu spielen.

Die betreffenden Kerne, Dotterkerne, sind übrigens als Dotterzellen, Vitellophagen, Merocyten oder Parablasten bekannt und nach den meisten Forschern der Insektenembryologie von größter Bedeutung. Sie sollen nämlich das Entoderm der Insekteneier repräsentieren, indem sie teils mit dem Nahrungsmaterial in nächster Verbindung liegen, teils auch nach einer alten Auffassung das Mitteldarmepithel liefern. Die letztere Ansicht ist aber allmählich aufgegeben worden und wird hauptsächlich noch von TICHOMIROFF verteidigt, während im Laufe der Zeit andre Auffassungen über die Herkunft des Mitteldarmepithels erschienen sind[1].

Von manchen Forschern wird jedoch immer die Dottermasse nebst den »Dotterzellen« als ein Entoderm betrachtet, das vielleicht ursprünglich noch das Mitteldarmepithel aufgebaut haben soll. Demgemäß wird auch die Blastodermbildung als eine Gastrulation aufgefaßt. Ich komme auf diese Frage später zurück.

Hier will ich nur darauf aufmerksam machen, daß wir bei einigen Insekten, *Campodea*, UZEL (97), *Gryllotalpa*, *Periplaneta*, HEYMONS (95), *Mantis*, GIARDINA (97) u. a. wissen, daß alle Furchungskerne an die Eioberfläche geführt werden, um hier an der Blastodermbildung teilzunehmen.

Nach Beendigung derselben findet sich somit innerhalb des Blastoderms nur eine Dottermasse, die keine Kerne mehr enthält.

Es ist ja klar, daß wir hier keineswegs die Dottermasse als Entoderm betrachten können. Damit folgt auch, daß das Ei in dem Stadium nach der Blastodermbildung als eine Blastula angesehen werden muß. Die Wand derselben stellt somit das Ectoderm dar.

Daß ich dessen ungeachtet die Bezeichnung Blastoderm beibehalten habe, hat seinen Grund darin, daß das Ectoderm in dem Sinne undifferenziert ist, daß aus demselben später sowohl Ento- als Mesoderm hervorgehen müssen. Es empfiehlt sich daher, die mehr indifferente Bezeichnung Blastoderm zu verwenden.

Obschon es sich wohl bei den oben erwähnten Insekten um sekundäre Verhältnisse handelt, müssen wir sicherlich auch diejenigen Furchungsprodukte, die bei den übrigen Insekten im Dotter bei der Blastoderm-

[1] Nach HEYMONS (97) sollen die Apterygoten, *Lepisma*, ebenfalls ein von den »Dotterzellen« gebildetes Mitteldarmepithel besitzen. Siehe übrigens Abteilung VI c, S. 176.

bildung zurückgelassen werden, als für die Keimblätter bedeutungslose Elemente auffassen.

Wenn wir dies nicht tun, werden wir notwendig zu der Annahme geführt, daß z. B. gewisse Orthoptera ein Entoderm entbehren, während andre ein solches besitzen, wenn wir nämlich die im Dotter gebliebenen Elemente, die »Dotterzellen«, als Entoderm betrachten sollten.

Ich glaube daher, daß wir mit Recht die Dottermasse nebst eventuellen Furchungselementen als ein Nahrungsmaterial (ein Abortivmaterial) ansehen können, das nichts mit den Keimblättern zu tun hat, und daß die »Dotterzellen« nur bei der Auflösung und Vorbereitung des Dotters als Vitellophagen wirksam sind.

Auch bei der oben erwähnten *Anurida maritima* finden wir allem Anschein nach bei der Blastodermbildung dieselbe Vorgänge wieder, denen wir bei den Insekten im allgemeinen begegnen.

Nach Beendigung der totalen Furchung wird die solide Morula bald stark verändert: "After the morula has been formed a decided change takes place in the internal structure . . . In Fig. 33 there is shown a gradual obliteration of the hitherto distinct blastomeric outlines. The nuclei and protoplasm of the outer blastomeres have migrated to the surface, leaving the yolk masses on the inside. In the inner part the nuclei and surrounding protoplasm have entirely left the yolk masses and are evidently moving towards the surface. There has been a cessation of the total cleavage, and now the blastoderm is being formed by the migration of the cells from the blastomeres to the exterior. Consequent on this change the yolk is left behind as an inert mass." l. c. p. 251.

Wir finden somit bei *Anurida* eine Art von Blastodermbildung, die auf den ersten Blick etwas eigentümlich erscheint. Ich glaube jedoch, daß im Prinzip die Blastodermbildung ganz in derselben Weise wie bei den übrigen Insekten verläuft.

Das Resultat der Furchung ist in beiden Fällen dasselbe: eine Masse von Dotterballen ist an der Oberfläche von einer Zellschicht, dem Blastoderm, bedeckt. Zwar ist die Furchung bei *Anurida* eine totale und wird wohl durch die relative Dotterarmut bedingt, während in demselben Stadium bei den übrigen Insekten sich die Furchungskerne nur im Dotter zerstreuen, ohne daß es zu einer Dotterzerklüftung kommt.

Dann liefern die Nuclei von Plasma umgeben die Blastomeren bei *Anurida* und gelangen an die Oberfläche der Morula, wo sie zur

Blastodermbildung zusammentreten, während gleichzeitig der Rest der Blastomeren seine Grenzen verliert und in eine Masse verschmilzt.

Denselben Vorgängen bei der Blastodermbildung begegnen wir ja immer bei andern Insekten, obschon hier die Nuclei nicht von Blastomeren, sondern von einer ungefurchten Dottermasse nach außen geschoben werden.

Daß auch die Dottermasse hier zerklüftet werden kann, wissen wir von sowohl niederen als höheren Pterygoten, Odonaten, Coleopteren, wo die Dottermasse in einem gewissen Stadium in Segmente zerfällt, die stets je einen Dotterkern enthalten. Wir können dann von wirklichen Dotterzellen sprechen, die später zugrunde gehen, indem sie ihre Grenzen verlieren und in eine Masse zusammenfließen. Die Kerne derselben befinden sich dann wieder in einer gemeinsamen Dottermasse eingebettet.

Wie bei den Insekten im allgemeinen erreichen auch bei *Anurida* nicht alle Nuclei die Oberfläche, sondern sind nach der Blastodermbildung im Dotter wiederzufinden, wo sie entweder einzeln oder in Gruppen zerstreut liegen. Die letzteren entsprechen wohl den sogenannten »Dottersyncytien«, und stellen, wie die ersteren, sicherlich nichts andres als die Dotterkerne dar, die als Vitellophagen dienen.

Nach Claypole sollen die gruppenweise gesammelten Kerne die Entodermzellen repräsentieren und später das Mitteldarmepithel liefern, während die einzelnen Kerne allein als "yolk cells" bezeichnet worden sind.

Das Entoderm soll somit unzweideutig während der Eifurchung entstehen, "and takes up its position in the middle of the morula by a process which it is possible to call invagination" (l. c. 269).

Wie Claypole zur letzten Meinung kommt, kann ich nicht verstehen, da ja in der Tat keine Art von Invagination stattfindet. Ebensowenig scheint mir ein Entstehen des Mitteldarmepithels von den gruppenweise angeordneten Kernen wahrscheinlich, da ja Heymons (01) ausdrücklich die Abstammung der Mitteldarmzellen bei andern Apterygoten, *Lepisma, Machilis,* von dem Blastoderm hervorgehoben hat. Nachprüfungen sind indessen geboten (vgl. übrigens S. 216).

Betreffs der Differenzierung des Blastoderms, Bildung der Keimscheibe, tritt diese für *Eutermes* ungemein frühzeitig auf, indem ja eine Menge von Kernen einer gewissen Stelle unter den Micropylen zuströmen, um hier eine von Anfang an mehrschichtige Keimscheibe zu bilden.

Ähnliches ist bisher unter den Insekten nicht sicher bekannt.

Es gibt jedoch BRANDT (69) an, daß die Libellen eine von Anfang an zweischichtige Keimscheibe besitzen sollen, was vielleicht auf eine gleichartige Bildungsweise wie bei *Eutermes* hindeutet[1].

Über die Bedeutung dieser etwas abweichenden Bildungsweise der Keimscheibe, die für die Termiten (Libellen?) charakteristisch ist, können wir ja nur Vermutungen aussprechen. Vielleicht ist dies eine ursprüngliche Eigenschaft, die die Vorfahren der Insekten besessen haben, und noch den niedersten derselben unter den Pterygoten zukommen, während sich die übrigen sekundär verändert haben.

Wir finden wenigstens unter den Myriopoden und Onychophoren, die eine superficielle Zerklüftung der Eier besitzen, ähnliche Verhältnisse wieder. So z. B. gibt HEYMONS (01) für die Scolopender an, »daß die Furchungszellen bzw. Intercalarzellen am vegetativen Pol in größerer Zahl zur Oberfläche gelangen und sich dort zuerst lebhafter teilen. Die natürliche Folge hiervon ist, daß an der betreffenden Stelle das Blastoderm mehrschichtig wird« (l. c. 12).

Bei *Scolopendra dalmatica* sind es eben diese Zellen, die zuerst an der Dotteroberfläche auftreten; erst später erfolgt die Bildung des extraembryonalen Blastoderms, während bei *Sc. cingulata* dasselbe früher als die Keimscheibe entwickelt wird.

Speziell bei *Sc. dalmatica* ist somit die Ähnlichkeit mit *Eutermes* außerordentlich, obschon HEYMONS immer von »Zellen« spricht.

Es wurde jedoch auch von HEYMONS hervorgehoben, daß das Ei vor der Blastodermbildung als ein Syncytium aufzufassen ist, denn es ist »eine scharfe Grenze zwischen den Plasmaausläufern benachbarter Zellen noch nicht vorhanden, und man würde vom streng morphologischen Standpunkte aus das Ganze noch als ein Syncytium ansprechen müssen« (l. c. 8).

Auch unter den Onychophoren hat SHELDON (88) bei *Peripatus novaezealandiae* eine »polar area« beschrieben, die allem Anschein nach in ähnlicher Weise wie bei Termiten und Myriopoden gebildet wird und der Keimscheibe derselben entspricht.

Den Termiten am nächsten betreffs der zeitlichen Differenzierung des Blastoderms stehen unter den Insekten unzweideutig die Ameisen; schon während der Zellbildung an der Eioberfläche differenzieren sich die Zellen der Keimscheibe deutlich von den übrigen Zellen des Blastoderms, indem sie sehr in die Länge gestreckt werden.

---

[1] Nach späteren Untersuchungen über die Libelluliden, HEYMONS (96), scheint das Blastoderm von Anfang an überall einschichtig zu sein.

Endlich können die Coleopteren, *Chrysomela*, Erwähnung finden, indem hier zuerst das Blastoderm überall gleichartig ausgebildet wird und erst später einer Differenzierung unterworfen ist.

Abteilung III.

a. Verwendung des extraembryonalen Blastoderms.

1. *Eutermes.*

Wie schon oben erwähnt wurde, wandelt sich das ganze extraembryonale Blastoderm in die seröse Hülle um (vgl. S. 11).

2. *Formica.*

Nach der Differenzierung des Blastoderms dehnt sich dasselbe noch mehr über die beiden Pole der Dottermasse aus. In diesem Stadium bemerkt man, daß ventral am Hinterpol immer zahlreichere Zellen des extraembryonalen Blastoderms nach innen gedrängt werden, die mit den oberflächlichen eine polare Zellmasse bilden und an Totalpräparaten als ein dunkler Fleck hinter dem embryonalen Blastoderm hervortreten.

Wenn dann die Keimscheibe, embryonales Blastoderm, nach hinten in die Länge wächst, macht sich der Hinterrand derselben nicht von dem extraembryonalen Blastoderm los, sondern stülpt das letztere sackförmig nach innen und schlägt sich über die Mündung der Einstülpung, um zuletzt an die Dorsalseite des Eies zu gelangen (Schema II, Fig. *A*—*D*, S. 74).

Die Zellen der Einstülpung, die anfangs langgestreckt sind und erst von jetzt an Mitosomen besitzen, ordnen sich radiär um das Lumen.

Mitosen sind unter diesen Zellen spärlich und nur in den ersten Stadien zu sehen. Ob auch direkte Teilungen vorkommen, habe ich nicht entscheiden können. Ich halte es jedoch für wahrscheinlich, da die betreffenden Zellen später degenerieren und zugrunde gehen.

Wenn die Keimscheibe, wie oben erwähnt wurde, sich hinten über die Mündung der Einstülpung bewegt, nähern sich die Ränder der Einstülpung und werden miteinander verlötet. Aus der sackförmigen Bildung ist jetzt eine solide Zellmasse geworden, indem das Lumen mit dem Verlöten der Ränder verloren geht.

Die polare Zellmasse ist anfangs wenig scharf von dem Embryo abgegrenzt, stellt aber bald eine ganz selbständige Bildung dar, die im Hinterteil des Eies zwischen Dottermasse und Embryo gelegen ist (Fig. 11, *extz*, Schema II, Fig. *C*).

Die rundlichen, mitosomenführenden Zellen derselben sind nicht immer deutlich voneinander abgegrenzt und zeichnen sich außerdem durch scharf umschriebene Kerne und einen stark tingierten Nucleolus aus (Fig. 12).

Ohne Zweifel entspricht diese polare Zellmasse derjenigen, die unter den bisher untersuchten Hymenopteren von Grassi (84), Carrière (90), Carrière u. Bürger (97), als »hintere Entodermanlage« bezeichnet worden ist und in der Bildung des hinteren Mitteldarmabschnittes verbraucht werden soll.

Ich kann, wie ich in der Abteilung über den Mitteldarm näher ausgeführt habe, dieser Ansicht nicht beitreten; meiner Auffassung nach muß diese Zellmasse als eine in das Innere des Eies eingestülpte Partie des extraembryonalen Blastoderms, nämlich diejenige, die hinter der Keimscheibe gelegen ist, aufgefaßt werden.

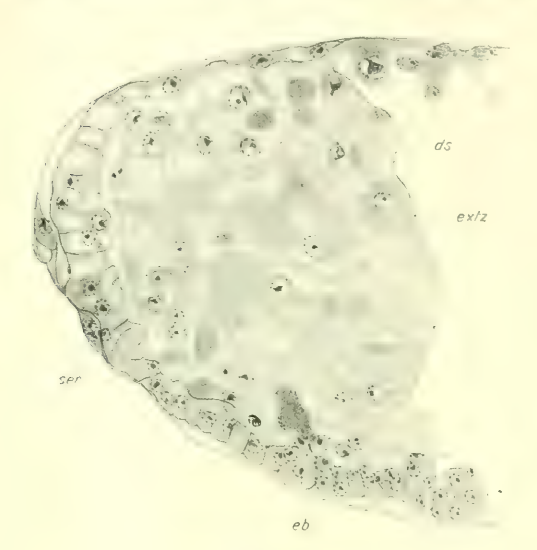


Fig. 11.



Fig. 12.

Denn wenn wir dem weiteren Schicksal der Zellmasse folgen, ergibt sich, daß dieselbe ventral und nach vorn geschoben und zuletzt im Raum zwischen Mitteldarm, Hinterdarm und Bauchganglienkette anzutreffen ist (Schema II, Fig. *G*, *extz*).

An dieser Stelle wird sie noch in den Larvenstadien beibehalten. Eine Verwendung derselben im Aufbau des Embryonalkörpers findet ganz bestimmt nicht statt.

Unter den übrigen von mir untersuchten *Formica*-Arten erscheint die Einstülpung bei *Formica sanguinea* genau polar und ist nur von wenigen Zellen gebildet, die allem Anschein nach Mitosomen entbehren und zuletzt als eine kleine rundliche Masse an derselben Stelle wie

bei *F. fusca* gelagert werden. Hier sind sie nur eine Zeit nach der Bildung des Mitteldarmepithels zu sehen.

Bei *Formica rufa* handelt es sich nicht um eine eigentliche Einstülpung der Zellmasse, sondern die Zellen scheinen einfach nach innen gedrängt und von der Keimscheibe überwachsen zu werden.

Die Degeneration der Zellen findet frühzeitig statt, indem sie schon während der Bildung des Mitteldarmes verschwunden sind.

Es bleibt uns noch übrig, das Schicksal desjenigen extraembryonalen Blastoderms zu besprechen, das vor der Keimscheibe gelegen ist.

Wenn die Keimscheibe nach vorn wächst, löst sich der Vorderrand derselben vom extraembryonalen Blastoderm los und dehnt sich innerhalb desselben, dicht an die Dotteroberfläche gedrückt, nach vorn und oben über den Vorderpol aus.

Das extraembryonale Blastoderm wird dabei von der Dotteroberfläche abgedrängt und gänzlich zum Aufbau der serösen Hülle verbraucht.

Die Anlage der betreffenden Hülle muß dann natürlich nach hinten mit freiem Rande zum Verschluß über den Embryo und die Dottermasse wachsen (Schema II, Fig. *B—C*).

3. *Camponotus.*

Die Verwendung des extraembryonalen Blastoderms bei *Camponotus* ist prinzipiell dieselbe, wie wir es bei *Formica* kennen gelernt haben, obschon die Vorgänge hier anderartig verlaufen.

Im Stadium unmittelbar nach der Differenzierung des Blastoderms bemerkt man an Totalpräparaten eine große schildförmige, scharf abgegrenzte Bildung, deren Längsachse rechtwinkelig zur Medianlinie des Eies gestellt ist. Die betreffende Bildung findet sich immer am hinteren Rande der dritten Zone und ist für die *Camponotus*-Eier sehr charakteristisch, indem ich dieselbe an allen Eiern dieses Stadiums habe wiederfinden können, obschon sie doch an Größe etwas variiert (Fig. 13, *I*, *bls*).

Die Randpartie des Schildes besteht aus sehr großen, kubischen Zellen, die eine plasmatische, ebenfalls schildförmige Mittelpartie umgeben. Die Mittelpartie ist allem Anschein nach durch Verschmelzung einiger der großen Zellen entstanden.

Eine Stütze für diese Annahme geben Studien an Totalpräparaten, indem an beiden Enden des Schildes sich eine gleichartige aber rundliche und sehr viel kleinere Masse angefügt hat, die jederseits,

wie es Querschnitte lehren, mit dem Schild zu verschmelzen beginnt (Fig. 13, *II*).

Etwas später ist nur eine, aber längere Masse vorhanden, die somit sicherlich durch Verschmelzung mit andern Elementen an Größe gewachsen ist.

Sagittal- und Querschnitte in dem betreffenden Stadium lehren weiter, daß die schildförmige Masse nach außen aus einer dicken, nahezu

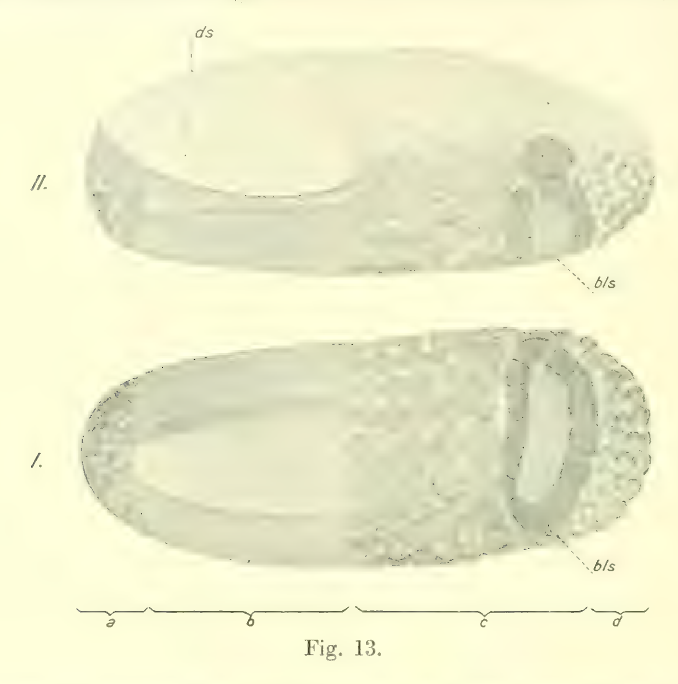


Fig. 13.

homogenen Plasmaschicht, nach innen aus einer Menge von Dotterballen zusammengesetzt ist (Fig. 10 *bls*).

In der Plasmaschicht der Masse bemerkt man an Querschnitten mehrere helle Kerne in bestimmten Abständen voneinander gelegen, was darauf hindeutet, daß die betreffende Masse wirklich durch Verschmelzung von Blastodermzellen entstanden und somit jetzt als ein »Syncytium« aufzufassen ist.

Ich habe das »Syncytium« seiner Entstehung gemäß als Blastodermsyncytium bezeichnet, das also nur der ventralen Hinterpartie der dritten Blastodermzone entstammt (Fig. 13 *bls*).

In einem späteren Stadium wird auch das dorsale »Syncytium«, (Fig. 10, 13 *ds*), in Zellen zerlegt, wodurch das Blastoderm über die ganze Eioberfläche ausgebildet wird.

Die Keimscheibe macht sich jetzt von dem Verband der extraembryonalen Zellen zuerst vorn, dann auch seitlich und hinten los und ist von nun an als Embryo zu bezeichnen (Fig. 14 *e*).

Die Ränder des Embryos beginnen dann, dicht an die Dotteroberfläche gedrückt, innerhalb der Ränder des extraembryonalen Blastoderms zuerst nach vorn, später auch nach hinten und oben zu wachsen (Fig. 14 *a*, *b*, *c*). Es sollen hier, wie bei *Formica*, die komplizierteren Vorgänge am Hinterpol zuerst beschrieben werden.

Wenn der Embryo nach hinten wächst, werden die Zellen des extraembryonalen Blastoderms zwischen dem Hinterrand des Embryos und dem Vorderrand des Blastodermsyncytiums von der Dotteroberfläche nach hinten abgedrängt und sammeln sich im Hinterpol des Eies zwischen dem Chorion und dem Embryo.

In derselben Weise bilden sich auch vorn an der entsprechenden Stelle eine Menge von Zellen, die der ersten Zone des extraembryonalen Blastoderms entstammen. Auch die seitlich abgedrängten Zellen werden nach hinten und vorn zu den polaren Zellmassen geschoben, die dadurch natürlich an Größe zunehmen.

Wir finden somit bei *Camponotus* an den beiden Polen des Eies zwei Anhäufungen von Zellen, die dem extraembryonalen Blastoderm entstammen und außerhalb des Embryos gelegen sind (Fig. 14 *b*, *vp*, *hp*).

An Schnitten studiert, lenken die Zellen der betreffenden Anhäufungen sogleich die Aufmerksamkeit auf sich. Sie sind polygonal oder rundlich und enthalten zahlreiche Dottereinschlüsse. Die Kerne sind in homogenem Plasma eingebettet und zeichnen sich durch Größe und scharf tingierte Nucleoli aus.

Frühzeitig aber runden sich alle Zellen ab, die Dottereinschlüsse schwinden und der Zellinhalt wird ganz plasmatisch.

In diesem Stadium treten in den Zellen große rundliche Vacuolen massenhaft auf, wodurch die Kerne, die in der Regel in der Zellenmitte gelegen sind und sich wahrscheinlich direkt teilen, wie von Plasmafädchen suspendiert erscheinen (Fig. 15).

Die beiden Zellanhäufungen behalten ihre polare Lage in mehreren Stadien der Embryonalentwicklung bei.

Wenn aber kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryo sich in die Länge streckt, werden die beiden Polräume innerhalb des Chorions von dem Vorder- und Hinterteil des Embryos eingenommen und somit die hier befindlichen Zellmassen weggedrängt.

Die Zellen zeigen schon vorher Degenerationserscheinungen und

werden am Ende des Embryonallebens ganz aufgelöst und in eine schaumartige Masse verwandelt, die vielleicht vom Embryo verzehrt wird[1].

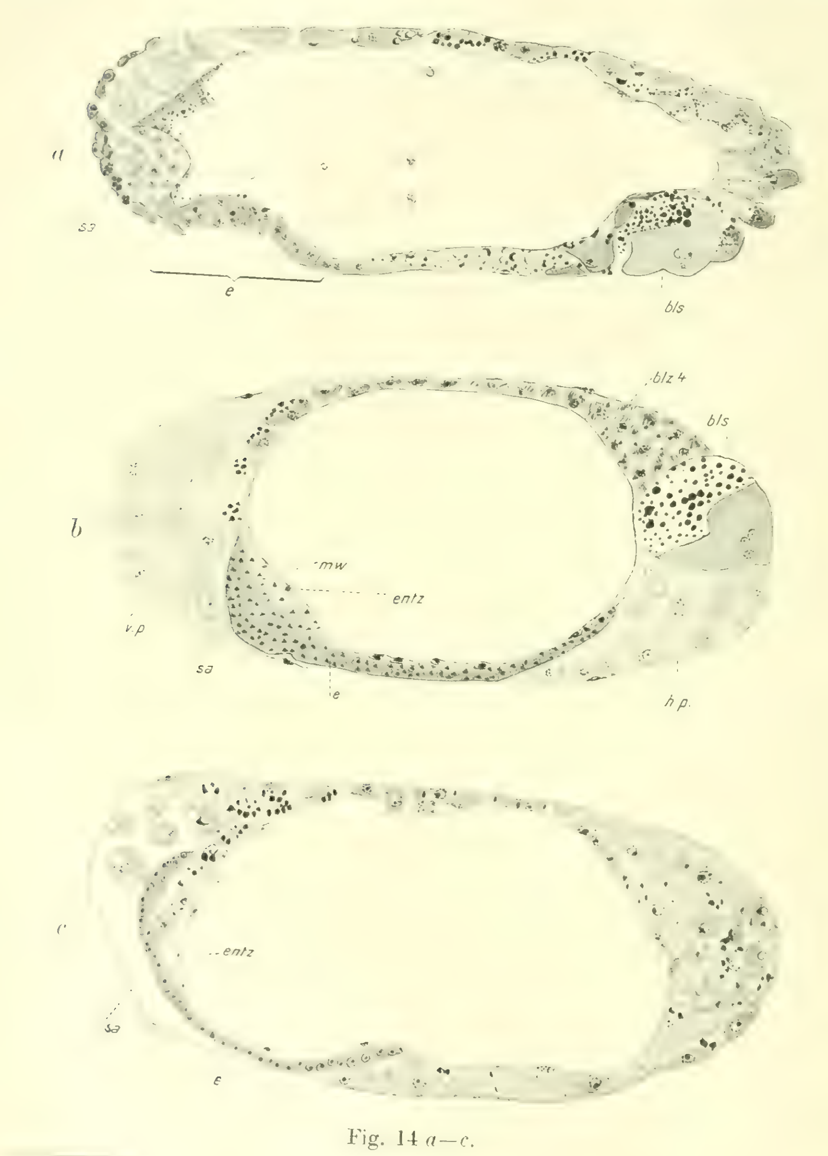


Fig. 14 *a—c*.

[1] Die oberflächlichen Zellen der vorderen Polaranhäufung werden zur Bildung der serösen Hülle verbraucht, was näher in der Abteilung über die Embryonalhüllen ausgeführt werden soll (Fig. 14 *a*, *b*, *c*, *sa*).

Wir sind somit dem Schicksal der beiden Polaranhäufungen bis zur Auflösung gefolgt und kehren dann zu früheren Stadien zurück, um die weiteren Veränderungen des extraembryonalen Blastoderms zu besprechen.

Wenn wir dann wieder Totalpräparate und Schnitte studieren, so bemerken wir in einem Stadium, wo am Vorderpol die Anlage der serösen Hülle entstanden ist, daß das Blastodermsyncytium nicht ganz dieselbe Lage wie vorher ventral einnimmt, sondern etwas nach hinten geschoben ist (Fig. 14 *a*).

Die betreffende Lageveränderung wird vielleicht durch die in die Länge wachsende Keimscheibe (Embryo) bewirkt, die sich noch nicht hinten völlig von der dritten Blastodermzone losgemacht hat.

Gleichzeitig werden auch mehrere Zellen der vierten Zone von

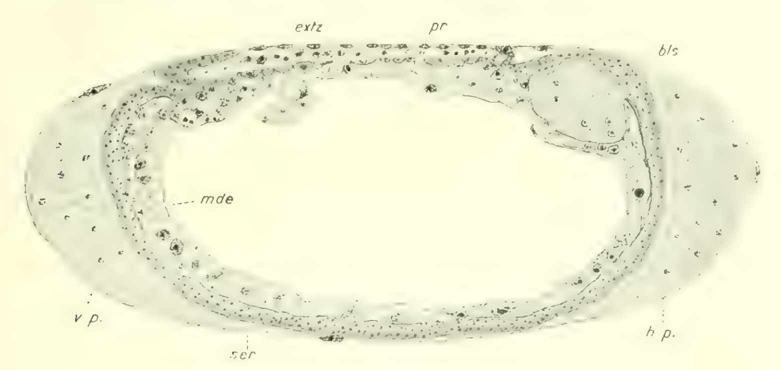


Fig. 15.

der Oberfläche nach innen gedrängt und bilden zuletzt einen mehrschichtigen Zellkomplex, dessen Elemente nicht länger über die Oberfläche höckerartig hinausragen, sondern mehr rundlich und kürzer geworden sind und sich außerdem durch den Reichtum an Mitosomen auszeichnen (Fig. 14 *b*, *blz4*, Fig. 18 *extb*, *a*, *b*).

Der betreffende Zellkomplex befindet sich zuerst hinten, bald aber dorsal vom Blastodermsyncytium, indem das letztere sich immer nach hinten und über den Hinterpol der Dottermasse bewegt.

In diesem Stadium scheint der Zellkomplex an medianen Sagittalschnitten nur von wenigen Zellen aufgebaut zu sein, indem ein großer Teil desselben von hinten über die dorsale Hinterfläche des Dotters nach vorn geschoben ist.

Vorn treten die Zellen des Komplexes mit andern Zellen des extraembryonalen Blastoderms, die größtenteils von der am spätesten ge-

bildeten Partie des Blastoderms, dem Dorsalsyncytium, stammen, in unmittelbare Verbindung.

Dieselbe Blastodermpartie wird bald in dem Embryonalkörper eingeschlossen, indem die Ränder des Embryos zwar zuerst eine kurze Strecke unter den Rändern der Blastodermpartie wachsen, dann aber dieselbe durchbrechen und nach außen einander in der dorsalen Medianlinie zum Verlöten begegnen.

Die von der Dotteroberfläche abgedrängten Zellen gelangen, wie schon oben angedeutet wurde, vorn und hinten zu den polaren Zellmassen.

Allmählich werden in derselben Weise die Zellen des oben erwähnten Komplexes und das Blastodermsyncytium ebenfalls in dem Embryonalkörper eingeschlossen. Es trifft dies in einem Stadium ein, wo das Hinterende des Embryos über den Hinterpol dorsal gewachsen ist und dabei immer das Blastodermsyncytium vor sich geschoben hat.

Die Lageveränderungen des Blastodermsyncytiums sind an Totalpräparaten sehr gut zu verfolgen.

Die Dotterballen des Syncytiums sind nunmehr größtenteils aufgelöst. Um so mehr hat die oberflächliche Plasmaschicht an Größe gewonnen. Die in derselben eingebetteten Kerne sind jetzt miteinander in Gruppen vereinigt und zeigen hier und da Degenerationserscheinungen (Fig. 15 *bls*).

Nach dem (provisorischen) Rückenverschluß sind somit folgende Partien des extraembryonalen Blastoderms zwischen dem Rücken und dem schon früher fertig gebildeten Mitteldarmepithel eingeschlossen: der größte Teil der am spätesten gebildeten Blastodermpartie dorsal vom embryonalen Blastoderm, zweite Blastodermzone (Dorsalsyncytium), der größte Teil der vierten Blastodermzone (speziell das »Blastodermsyncytium«) und zuletzt die ganze vierte Blastodermzone, die jedoch innerhalb des Embryos vor dem Syncytium gelegen ist.

Die übrigen Zellen des extraembryonalen Blastoderms wurden ja alle von den emporwachsenden Rändern des Embryonalkörpers nach vorn und hinten in zwei polare Zellhaufen weggedrängt und gehen hier zugrunde, nachdem die oberflächlichen Zellen des vorderen Zellhaufens die Anlage der serösen Hülle geliefert haben (Fig. 14 *a*—*c*, *sa*).

Die extraembryonalen Zellen innerhalb des Embryos sind vorn und hinten reichlich angehäuft und bilden zwei mehrschichtige Massen, die miteinander durch eine kleinere Zahl von Zellen verbunden sind.

Diejenigen Zellen, die am meisten dorsal liegen, sind etwas in die Länge gestreckt, die mehr ventralen dagegen rundlich. Der Kern

befindet sich etwa in der Zellmitte und ist von schwarz gefärbten Einschlüssen, Dotterballen, und Vacuolen im Plasma umgeben.

Die rein dorsale Lage der betreffenden extraembryonalen Zellen wird nicht lange beibehalten, indem der Zellverband sich auch über die ventrale Hälfte des Mitteldarmepithels ausdehnt und dadurch in Querschnitten als eine halbmondförmige Bildung hervortritt, die das Mitteldarmepithel nebst der Dottermasse von oben her umfaßt (Fig. 16*a*, *extz*).

Gleichzeitig wird auch der Zellverband erheblich verdünnt. Schon

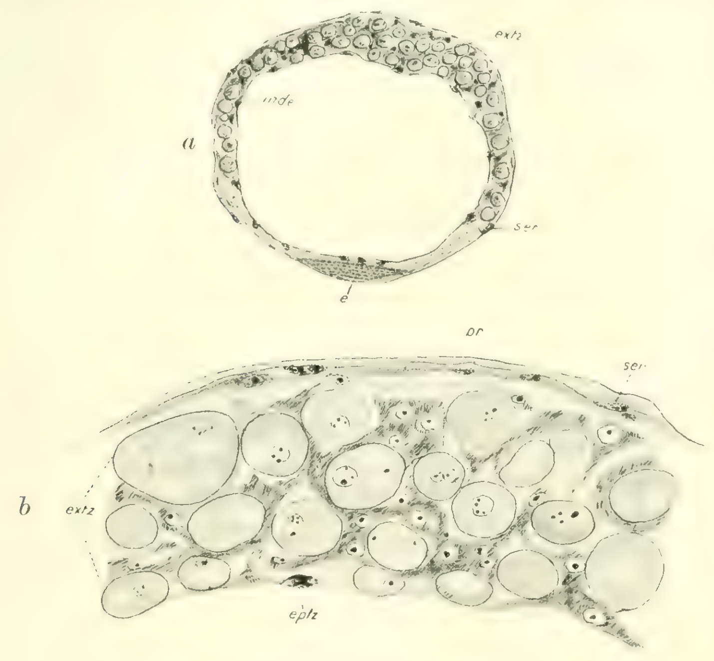


Fig. 16 *a* und *b*.

vorher bemerkt man aber, daß die Zellen desselben verschiedenartig gebaut werden, indem die Mehrzahl nebst den Kernen schrumpft und die letzteren sich mit zahlreichen Mitosomen umgeben.

Das mitosomenführende Plasma färbt sich mit Eisenhämatoxylin rötlich und wird, wie es scheint, mit dem Plasma gleichartiger Zellen durch Ausläufer verbunden, wodurch die Zellgrenzen größtenteils verloren gehen.

In dieser Weise wird etwas später von den fraglichen Zellen gleichsam ein Netzwerk gebildet, in dessen Maschen andre kugelrunde, scharf

abgegrenzte Zellen mit nur wenigen Mitosomen eingeschlossen liegen (Fig. 16 *b*).

Das Plasma der letzteren färbt sich mit Eisenhämatoxylin gelblichgrau und ist noch reichlich mit schwarzen Einschlüssen und Vacuolen versehen. In manchen Zellen finden sich auch mehrere Kerne, die wohl durch direkte Teilungen entstanden sind, da ich nie Kernspindeln habe beobachten können.

Wenn in einem vorgeschritteneren Stadium die Stomodaealeinstülpung erscheint, sind die letztgenannten Zellen nur spärlich vorhanden, indem sie sich allem Anschein nach in Zellen der ersten Art umgewandelt haben. Wenigstens deutet nichts darauf hin, daß sie degenerieren und zu grunde gehen, wenn man nicht die eventuellen amitotischen Kernteilungen als Degenerationserscheinungen betrachtet.

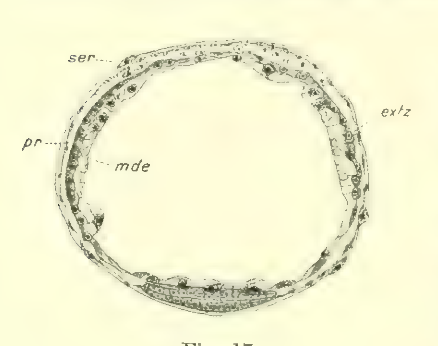


Fig. 17.

Es scheint mir somit wahrscheinlich, daß es sich nicht um Zellen verschiedener Art, sondern nur um Zellen verschiedener Altersstadien handelt.

Die Zellen mit rötlichem Plasma verbreiten sich allmählich ventral über das Mitteldarmepithel und bilden zuletzt gleichsam eine Zellschicht um dasselbe, wenn sie sich in der ventralen Medianlinie begegnet haben (Fig. 17 u. 66). Sie sind in der Abteilung über den Mitteldarm näher beschrieben.

Es bleibt uns noch übrig, das weitere Schicksal des Blastodermsyncytiums zu besprechen.

Schon oben wurde hervorgehoben, daß die Dotterballen größtenteils aufgelöst waren. Zuletzt stellt das Syncytium eine ganz plasmatische Bildung dar, die kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen nebst den Kernen zugrunde geht, ohne an dem Aufbau des Embryonalkörpers teilzunehmen.

Die hier gegebene Darstellung lehrt somit, daß sowohl bei *Formica* als bei *Camponotus* das Blastoderm nicht überall gleichartig gebaut ist, sondern sich in vier verschiedene Querzonen einteilen läßt.

Eine Vergleichung der verschiedenen Zonen ist unschwer nach der Differenzierung des Blastoderms durchzuführen. Wir finden dann ventral in der Vorderhälfte des Eies einen Verband von hohen, schmalen,

plasmatischen Zellen, der dorsal scharf von dem sogenannten Dorsalsyncytium abgegrenzt ist.

Die betreffende Querzone ist somit nicht gürtelförmig sondern halbcylindrisch und stellt das embryonale Blastoderm, Keimscheibe, dar.

Nach vorn von der Keimscheibe findet sich bei beiden Ameisen eine erste Zone, die den Vorderpol der Dottermasse etwa haubenförmig bedeckt und bei *Formica* gänzlich, bei *Camponotus* nur teilweise zur Bildung der serösen Hülle verbraucht wird. Diese beiden Zonen sind also als homolog zu betrachten.

Nach hinten von der Keimscheibe, zweite Zone, befinden sich eine dritte und vierte Zone, die jedoch anfangs weniger scharf voneinander abgegrenzt sind.

Die vierte Zone besteht sowohl bei *Formica* als bei *Camponotus* aus länglichen Zellen, die höckerartig über die Eioberfläche hinausragen und bei *Formica* ziemlich spät, bei *Camponotus* dagegen sehr frühzeitig Mitosomen führen[1].

Von der vierten Zone werden mehrere Zellen aus dem Verband nach innen geschoben und stellen zuletzt mit den oberflächlichen einen mehrschichtigen Zellkomplex dar, dessen Schicksal in beiden Fällen ähnlich ist, indem der Zellkomplex bei *Formica* nach innen gestülpt wird, bei *Camponotus* dagegen durch Verschiebung an dieselbe Stelle innerhalb des Embryonalkörpers gelangt.

In die Einstülpung der vierten Zone werden bei *Formica* die Zellen der dritten mit eingezogen, was ja auch im Prinzip bei *Camponotus* der Fall ist, obschon hier ein Teil der dritten Zone auch an der Bildung der hinteren Polaranhäufung teilnimmt.

Die Verwendung der verschiedenen Partien des Blastoderms ist hier schematisch für *Eutermes*, *Formica*, *Camponotus* und *Musca* (hypothetisch) dargestellt (Fig. 18).

Das extraembryonale Blastoderm ist mit hellgrauer Farbe bezeichnet, *Eutermes* 1 *extb*, und wird hier ganz an der Bildung der Serosa aufgebraucht, 2 *extb*(*ser*), um dann während der Umrollung dorsal zu gelangen und zuletzt das Dorsalorgan, 3 *extb*(*ser*), zu bilden.

Die Randzone des embryonalen Blastoderms, Keimscheibe, *Eutermes* 1 *ke*, *aa*, bildet das Amnion, 2 *am*, und befindet sich nach der Umrollung ebenfalls an der Dorsalseite des Embryos, 3 *af*.

Die beiden früheren Embryonalhüllen stellen somit nach der Umrollung zusammen eine Rückenhülle dar, die doch, wie schon hervor-

[1] Auch die Zellen der dritten Zone erhalten später bei *Camponotus* Mitosomen, speziell dorsal.

gehoben worden ist, nur provisorischer Natur ist und dann von den emporwachsenden Körperrändern nach innen gedrängt und ersetzt wird.

Bei *Formica* nimmt das Blastoderm nur etwa die ventrale Hälfte

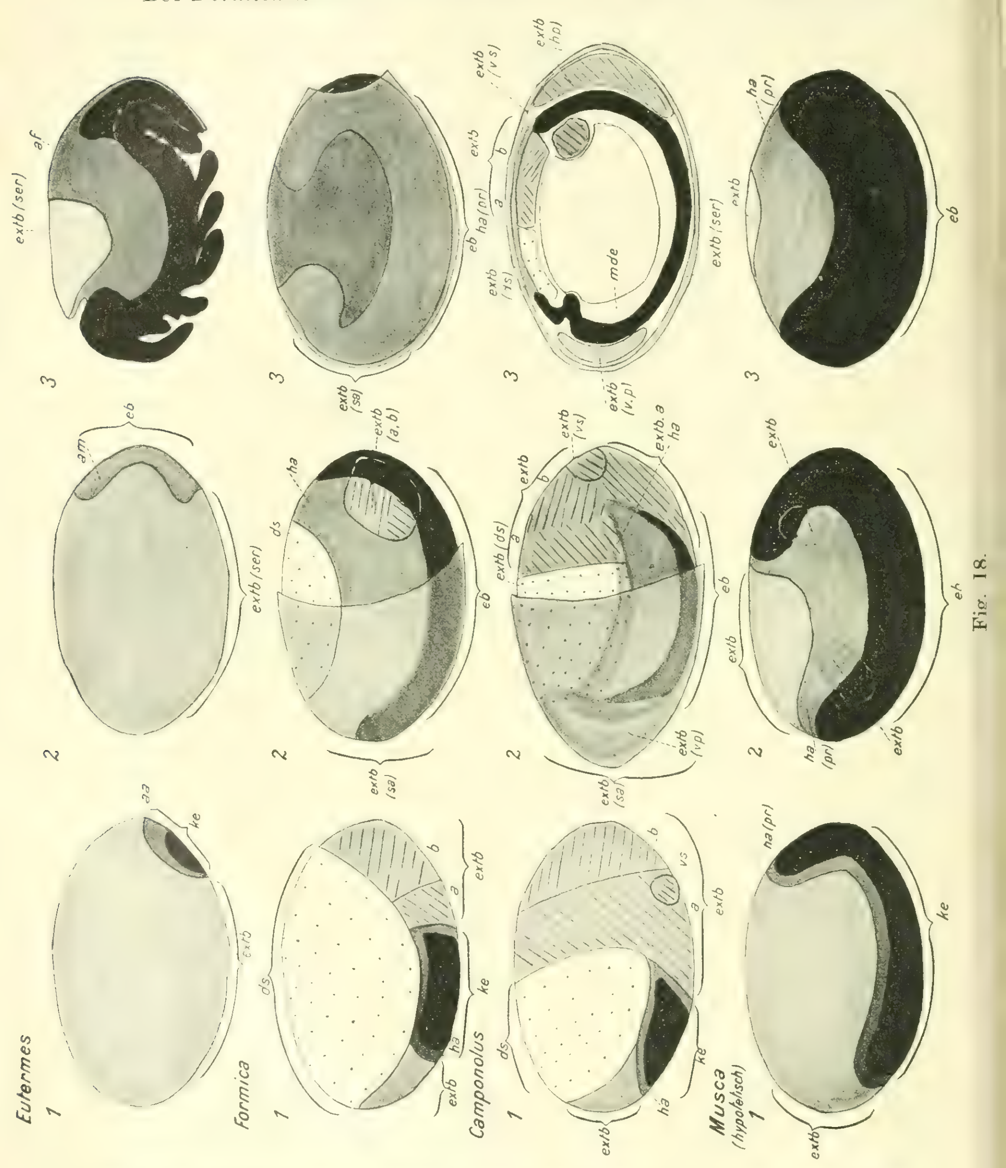


Fig. 18.

der Dotteroberfläche ein, indem dorsal ein Syncytium, Dorsalsyncytium, 1 *ds*, beibehalten wird, das als ein weißes, punktiertes Feld bezeichnet worden ist.

Die vor der Keimscheibe, 1 *ke*, befindliche Partie des extraembryonalen Blastoderms, macht sich von der ersteren los und dehnt sich als Serosaanlage nach hinten über das Ei aus, 2, 3 *extb*(*sa*).

Die Serosa wird kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen in der Nähe der Mundöffnung zusammengepackt und hier aufgelöst, ohne somit, wie bei *Eutermes*, an der Bildung einer provisorischen Rückendecke teilzunehmen (vgl. Schema II, Fig. *J*).

Die beiden hellgrauen, schraffierten Partien des extraembryonalen Blastoderms hinter der Keimscheibe, 1*extb*, *a*, *b*, werden von der wachsenden Keimscheibe nach innen gestülpt und bilden zuletzt innerhalb des Embryos ein solides Zellklümpchen, das noch in den letzten Larvenstadien vorhanden ist, 2*extb*, *a*, *b*.

Gleichzeitig gelangen das Vorder- und das Hinterende des Embryos allmählich an die Dorsalseite des Eies und die Randzone der Keimscheibe, 1 *ke*, *ha*, dehnt sich außerhalb des Dorsalsyncytiums als eine provisorische Rückenhülle nach oben, 2, *ha*, die dann von den emporwachsenden Körperrändern in das Herzrohr gedrängt und ersetzt wird.

Bei *Camponotus* ist das Dorsalsyncytium verhältnismäßig klein, 1 *ds*, und zerfällt später in Zellen, die in dem Embryo außerhalb des Mitteldarmepithels eingeschlossen werden, 2, 3, *extb*(*ds*).

Die vor der Keimscheibe befindliche Partie des extraembryonalen Blastoderms wird nicht, wie bei *Formica*, ganz, sondern nur teilweise an der Bildung der serösen Hülle aufgebraucht, indem sie größtenteils von der wachsenden Keimscheibe nach außen von der Dotteroberfläche abgedrängt wird und zuletzt polar zwischen der Serosa und dem Embryo als eine »vordere Polaranhäufung« zu liegen kommt, 2, 3, *extb*(*vp*). Die oberflächlichsten Zellen der betreffenden Anhäufung bilden die Serosa, 2, *extb*(*sa*), 3, *extb*(*ser*).

Eine entsprechende »hintere Polaranhäufung« wird in ähnlicher Weise von der Ventralpartie der schräg schraffierten Zone 1, 2 *extb*, *a*, 3 *extb*(*hp*) gebildet.

Der Rest der betreffenden Zone nebst dem Ventralsyncytium 1, 2, 3 *extb*(*vs*) und die ganze Zone 1, 2 *ext*, *b* gelangen in den Körper des Embryos und finden sich hier in dem medianen Sagittalschnitt zwischen dem Mitteldarmepithel und dem provisorischen Rückenverschluß des Embryos, 3 *ha*(*pr*), der prinzipiell wie bei *Formica* gebildet wird.

Bei den Musciden finden wir vielleicht im Prinzip ähnliche Verhältnisse wie bei den Ameisen wieder.

Das extraembryonale Blastoderm wird somit, meiner Vermutung gemäß, zuerst partiell vorn und hinten von der wachsenden Keim-

scheibe nach innen gestülpt und bildet hier die als vordere und hintere Mitteldarmanlage betrachteten Zellanhäufungen, die in 2 mit *extb* bezeichnet worden sind.

Der Rest des extraembryonalen Blastoderms wird dann von der Randpartie der Keimscheibe, 1, 2, 3 *ha*(*pr*), überwachsen und zuletzt in das Körperinnere gedrängt, während die Randpartie dorsal geschlossen wird und eine provisorische Rückenhülle bildet.

Bildung der Embryonalhüllen.

1. *Eutermes.*

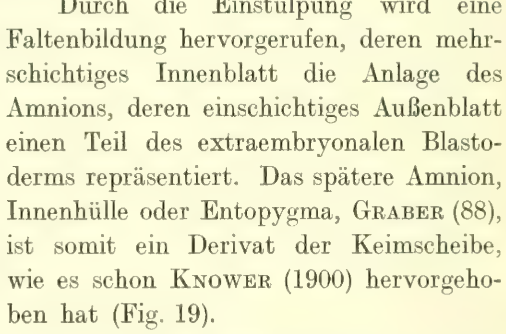
Wie schon vorher hervorgehoben ist, stellt das embryonale Blastoderm eine von Anfang an mehrschichtige Zellplatte dar, die dadurch scharf von dem einschichtigen extraembryonalen Blastoderm abgegrenzt ist (Fig. 5).

Schon vor der deutlichen Differenzierung des unteren Blattes macht sich hinten im embryonalen Blastoderm oder Keimscheibe eine Einstülpung bemerkbar, deren blindes Ende gegen den Hinterpol des Eies gerichtet ist.



Fig. 19.

Das Lumen der Einstülpung stellt die Anlage der Amnionhöhle dar.



Durch die Einstülpung wird eine Faltenbildung hervorgerufen, deren mehrschichtiges Innenblatt die Anlage des Amnions, deren einschichtiges Außenblatt einen Teil des extraembryonalen Blastoderms repräsentiert. Das spätere Amnion, Innenhülle oder Entopygma, Graber (88), ist somit ein Derivat der Keimscheibe, wie es schon Knower (1900) hervorgehoben hat (Fig. 19).

An Totalpräparaten tritt die Hüllenfalte, oder besser Schwanzhüllenfalte als eine halbmondförmige Bildung auf, deren Concavität nach dem vorderen Eipol gerichtet ist.

In einem späteren Stadium dehnt sich die Schwanzhüllenfalte über die Seitenränder der Keimscheibe aus, wodurch zuletzt eine Ringfalte gebildet wird.

Selbständige laterale oder cephale Falten fehlen somit bei *Eutermes*.

Beim Verlöten der Ränder der Ringfalte werden die beiden Embryonalhüllen fertig gebildet. Das Amnion ist somit von Zellen auf-

gebaut, die der ganzen Randzone der Keimscheibe entstammen, obschon die Amnionzellen speziell hinten zahlreich geliefert werden; anderseits wird das ganze extraembryonale Blastoderm bei *Eutermes* in die seröse Hülle oder Ectopygma umgewandelt.

Das Amnion nebst dem Rest der Keimscheibe ist von nun an als Embryo zu bezeichnen. Wenn dasselbe in die Länge wächst, wird das mehrschichtige Amnion allmählich in eine einschichtige Hülle ausgedehnt, deren Zellkerne sich durch helle Farbe und außerordentliche Kleinheit auszeichnen.

Die Kerne der Amnionzellen teilen sich nur in früheren Stadien mitotisch, dagegen habe ich solche Teilungen in der serösen Hülle nie beobachten können. Die Kerne teilen sich hier, wie bei den übrigen von mir untersuchten Insektenembryonen, sicherlich nur direkt.

Die Veränderungen der Embryonalhüllen, die etwa gleichzeitig mit der sogenannten Umrollung des Embryos verlaufen, stimmen prinzipiell mit den Angaben Knowers (1900) und Heymons' (95) überein. Ich will jedoch hier gegen Knower hervorheben, daß die seröse Hülle als »Dorsalorgan« sich nicht hinter dem Kopf befindet, da der Kopf noch nicht fertig gebildet ist [Schema I, Fig. *O*, *ser* (*pr*)].

Es findet die Kopfbildung erst später statt, wenn die oberen Ränder der Kiefersegmente, wie es Holmgren (08) näher beschrieben hat, nach oben wachsen, um miteinander in der dorsalen Medianlinie verlötet zu werden. Dabei wird das Dorsalorgan nach unten in den Dotter geschoben, um hier zugrunde zu gehen.

Allem Anschein nach geht das Dorsalorgan an keiner Stelle unmittelbar in die definitiven Körperränder über, sondern nur vermittels des bei der Umrollung ebenfalls dorsal gelagerten Zellverbandes des Amnions. Das Dorsalorgan liegt aber in dem Zellverband des Amnions exzentrisch, gegen das Vorderende des Embryos geschoben. Wenn dann die Körperränder nach oben wachsen, um den definitiven Rücken zu bilden, werden zuerst hinten die vorherigen Amnionzellen gegen die Medianlinie zusammengepackt und später einfach in den Dotter gedrängt, ohne somit, wie es Heymons (95) bei *Gryllus* beschrieben hat, dabei ein rohrförmiges Organ zu bilden. In dem Dotter und auch früher degenerieren die Amnionzellen, um zuletzt spurlos zu schwinden.

Das Amnion spielt somit in der Nahrungsökonomie des Embryos eine gewisse Rolle, wie dies auch betreffs der serösen Hülle der Fall ist.

Die seröse Hülle wird jedoch von vorn und hinten nach innen rohrförmig gesenkt und wandelt sich somit in eine Halbrinne um, deren Ränder miteinander vereinigt werden. Die vorherige Serosa

stellt von nun an ein allerdings kurzes Rohr dar, dessen rundliches Lumen von den großen radiär gestellten vorherigen Serosazellen begrenzt wird (Fig. 20, *ser*).

Die rohrförmige Bildung ist noch eine Zeitlang vorn zwischen dem dorsalen Körperectoderm und dem Stomodäum zu sehen, geht aber bald in ein Klümpchen von degenerierenden Zellen über, das in den Dotter geschoben wird, um hier ebenfalls zugrunde zu gehen (Schema I, Fig. *P*).

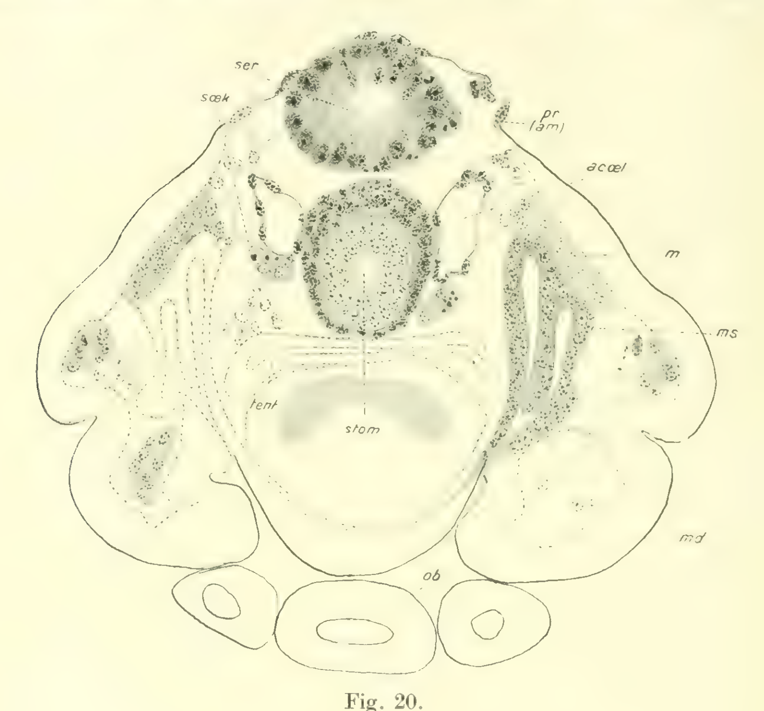


Fig. 20.

Formica.

Bei *Formica* ist das embryonale Blastoderm, wie schon oben erwähnt wurde von hohen, schmalen Zellen aufgebaut und dadurch ziemlich wohl von dem extraembryonalen abgegrenzt, das ja allem Anschein nach dorsal unterbrochen ist.

Eine deutliche Abgrenzung kommt erst zustande, wenn der Vorderrand der Keimscheibe sich von derjenigen Partie des extraembryonalen Blastoderms losmacht, die etwa den Vorderpol des Dotters bedeckt, und dann nach innen von derselben nach vorn über den Vorderpol des Dotters zu wachsen beginnt.

Bei diesem Vorgang habe ich beobachten können, daß die extra-

embryonalen Zellen an der Anheftungsstelle an der Keimscheibe zuerst übereinander geschoben werden und an Sagittalschnitten gleichsam ein Zellklümpchen unter dem Vorderrand der Keimscheibe bilden.

Vielleicht entspricht dieses Zellklümpchen der »Falte«, die von mehreren Hymenopterenforschern erwähnt ist; ich habe jedoch nie eine wirkliche Falte bei den Ameisen auffinden können.

Gleichzeitig mit dem Wachstum der Keimscheibe nach vorn dehnt sich das kubische Epithel des extraembryonalen Blastoderms nach hinten über die Vorderhälfte der Dotteroberfläche und der Keimscheibe, wobei es in ein Plattenepithel umgewandelt wird.

Die Ränder des Plattenepithels wachsen dann, ventral etwas rascher, weiter nach hinten, um zuletzt mit einander am Hinterpol des Eies verlötet zu werden.

In dieser Weise bildet sich innerhalb der Eischale eine geschlossene Hülle, die ihrer Herkunft gemäß als die Serosa angesehen werden muß.

Die Serosazellen zeichnen sich durch ihre großen Kerne aus, die etwas spärlich, aber regelmäßig über die Hülle zerstreut liegen.

Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß nur ein Teil des extraembryonalen Blastoderms bei *Formica* zur Bildung der serösen Hülle verbraucht wird, derjenige nämlich, der vor der Keimscheibe gelegen ist[1].

Die Serosa wird bei *Formica* noch im Stadium Schema II, Fig. *H* als eine kontinuierliche Membran beibehalten. Doch beginnen die Serosazellen sich etwas dichter vor der Mundöffnung anzusammeln. In den letzten Stadien der Embryonalentwicklung reißt die Hülle dorsal und abdominal ein, wird nach vorn geschoben und stellt zuletzt eine kompakte Bildung von Zellen dar, die ventral immer vor der Mundöffnung gelegen sind (Schema II, Fig. *I*).

Die Ursache des Zerreißens und Zusammenpackens der Hülle ist nicht in der starken Einknickung der Ganglienkette zu suchen, indem ich Embryonen beobachtet habe, bei denen die Hülle noch beibehalten wurde, obschon sich bereits die Ganglienkette eingeknickt hatte. Dagegen wird sicherlich die Menge der Serosazellen durch die betreffende Einknickung mehr nach hinten geschoben.

Die Serosazellen, die speziell seitlich vom Kopf reichlich angehäuft sind, unterliegen später einer starken Degeneration und treten in fixiertem Material als eine schaumartige Bildung hervor, die

[1] Die Serosa der Ameisen entspricht somit nicht ganz derselben Hülle der Pterygoten im allgemeinen.

vielleicht durch das Stomodäum in den Mitteldarm gelangt und somit für den Embryo ökonomisch bedeutungsvoll wird.

Ein Dorsalorgan, wie es z. B. bei *Eutermes* vorkommt, fehlt somit bei *Formica*. Auch unter den übrigen bisher untersuchten Hymenopteren scheint ein echtes Dorsalorgan nicht zur Ausbildung zu kommen, indem hier die Serosa bis zum Ende der Embryonalentwicklung, d. h. bis zum Ausschlüpfen der Embryonen, und insbesondere auch nach dem Rückenverschluß der Angabe nach beibehalten wird.

Wir sind hier oben der Entstehung und dem Schicksal der serösen Hülle bei *Formica* gefolgt, ohne gleichzeitig, wie bei *Eutermes*, das Amnion zu besprechen, da ich trotz sorgfältiger Durchmusterung von mehreren Schnittserien keine Amnionhülle habe beobachten können.

Ähnliches wurde auch von Ganin (69), Bütschli (70), Dohrn (76), Grassi (84) u. a. angegeben, während anderseits Kowalewsky (71) für die Biene und Graber (88, 90) für *Polistes*, *Formica*, *Hylotoma* beide Embryonalhüllen observiert haben. Später konnten aber Carrière u. Bürger (97) für *Chalicodoma* und für ältere *Polistes*-Embryonen das Vorhandensein nur einer Embryonalhülle, der Serosa, feststellen.

Bei den Ameisen, *Formica*, deuten mehrere Verhältnisse darauf hin, daß es Zellen gibt, die zwar nicht ein Amnion im gewöhnlichen Sinne bilden, aber doch aus derselben Partie der Keimscheibe stammen, die bei den Insecta amniota das Amnion liefert, und weiter in etwas vorgeschrittenen Stadien als ein provisorischer Rückenverschluß eine Verwendung findet.

Wenn die Keimscheibe sich überall von dem extraembryonalen Blastoderm losgemacht hat und somit als Embryo zu bezeichnen ist, beginnen die Ränder desselben über die Oberfläche des Dotters zu wachsen.

Schon vorher haben die Randzellen des Embryos eine andre Gestalt angenommen, indem sie an Größe zunehmen und etwas succulenter als die übrigen Zellen des Embryos erscheinen (Fig. 21, *pr*). Bei dem Wachstum nach oben aber werden die Zellen der Randzone in ein Plattenepithel umgewandelt, das durch die an Schnitten spindelförmigen, sehr unscheinbaren Zellkerne ausgezeichnet ist.

Die Ränder des Plattenepithels begegnen sich in der dorsalen Medianlinie und werden hier miteinander verlötet, wodurch der Rückenverschluß des Embryos ungemein frühzeitig zustande kommt.

Der Rücken ist somit von einem ectodermalen Plattenepithel gebildet, das überall mit dem cylinderförmigen Epithel des Embryos

in Verbindung steht, obschon es von demselben überall ziemlich scharf abgesetzt ist (siehe Fig. 63).

Im Stadium Fig. *F*, Schema II, beginnen die Ränder des Cylinderepithels gegeneinander zu wachsen. Das ganze Plattenepithel wird dabei gegen die dorsale Medianlinie zusammengedrängt, um schließlich, wenn die Ränder des Cylinderepithels einander begegnen, nach innen gepackt zu werden.

Hier können die Zellen des Plattenepithels aber keineswegs in den Dotter gelangen, indem das Mitteldarmepithel schon fertig gebildet

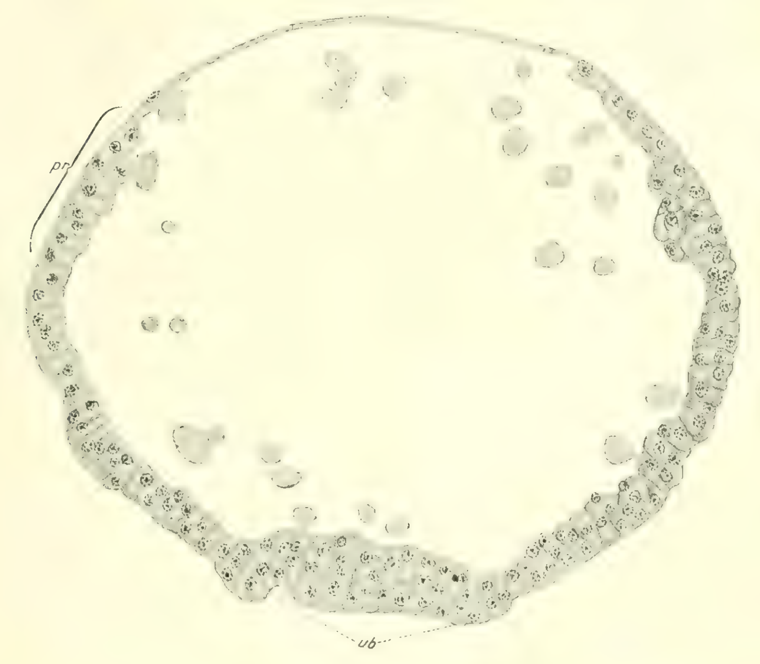


Fig. 21.

ist, sondern werden in den Raum gedrängt, dessen Wände ventral vom Mitteldarmepithel, dorsal von der Körperwand, lateral von den beiden Reihen der Cardioblasten gebildet sind.

Hier werden sie zuletzt in das Herzrohr eingeschlossen, wenn die Cardioblastenreihen sich miteinander vereinigen. Sie befinden sich hier alle in Degeneration und gehen allem Anschein nach noch vor dem Ausschlüpfen der Embryonen spurlos zugrunde.

Nach der hier oben gegebenen Darstellung wird bei *Formica* ein frühzeitiger Rückenverschluß des Embryos durch die ectodermalen

Randzellen desselben bewirkt. Die Rückenhülle ist jedoch nur provisorischer Natur, indem sie von den emporwachsenden Rändern des Cylinderepithels nach innen gedrängt wird und in das Herzrohr gelangt. Der definitive Rücken wird somit von dem Cylinderepithel gebildet.

Von den Insecta amniota, z. B. *Eutermes*, wissen wir, daß die Randzone der Keimscheibe in der Bildung des Amnions eine Verwendung findet, aber auch, daß das Amnion nach der Umrollung eine provisorische Rückenhülle bildet, die mit den Rändern des cylindrischen Körperectoderms in unmittelbarer Verbindung steht. Wenn die Ränder des Körperectoderms gegeneinander zum Verlöten wachsen, wird der definitive Rückenverschluß bewirkt, während gleichzeitig die provisorische zugrunde geht.

Ich habe mich auf diese übereinstimmenden Tatsachen gestützt, wenn ich die provisorische Rückenhülle in beiden Fällen als homologe Bildungen betrachte.

Der Unterschied liegt darin, daß bei *Eutermes* die Zellen der Randzone der Keimscheibe zuerst das Amnion bilden, während sie bei *Formica* direct zum provisorischen Rückenverschluß über die dorsale Oberfläche des Dotters wachsen. Wir erhalten dadurch auch eine Erklärung, warum der Rückenverschluß bei *Formica* so ungemein frühzeitig erfolgt.

Die Verhältnisse, die uns bei *Formica* begegnen sind mit größter Wahrscheinlichkeit sekundärer Natur. Dafür spricht auch der Umstand, daß basal in der Randzone zwei ziemlich langgestreckte Einsenkungen vorübergehend auftreten, die vielleicht als rudimentäre Faltenbildungen, Amnionfalten, anzusehen sind. Eine wahre Faltenbildung kann hier naturgemäß nicht zum Ausdruck kommen, da bei *Formica* dorsal das extraembryonale Blastoderm nicht ausgebildet ist.

Dagegen lassen die Abbildungen Carrières u. Bürgers (97) über *Chalicodoma* deutlich erkennen, daß wenigstens vorn und lateral eine deutliche Falte ausgebildet wird, deren Innenblatt von der Randzone der Keimscheibe, deren Außenblatt von dem naheliegenden extraembryonalen Blastoderm aufgebaut ist. Es handelt sich hier somit unzweideutig um eine hufeisenförmige Amnionfalte, die jedoch in dem Sinne rudimentär bleibt, daß die beiden Blätter sich an der Übergangsstelle voneinander losmachen und selbständig weiter wachsen.

Wenn das extraembryonale Blastoderm sich von der Keimscheibe

trennt, soll das erstere eine Falte bilden, die ja nicht mit einer Amnionfalte identisch sein kann, da die Blätter der Falte hier beide von extraembryonalen Zellen aufgebaut sind.

Camponotus.

Betreffs der Bildung der serösen Hülle und der mit derselben verknüpften Vorgänge scheint *Camponotus* eine noch mehr hergeleitete Stellung als *Formica* einzunehmen.

Wie schon in der Abteilung über die Verwendung des extraembryonalen Blastoderms hervorgehoben wurde, werden diejenigen Zellen des extraembryonalen Blastoderms, die sich am Vorderpol finden, von dem wachsenden Embryo von der Dotteroberfläche abgedrängt und in eine Zellanhäufung polar zwischen Chorion und Embryo gesammelt. Die Zellen derselben behalten nicht, wie bei *Formica*, den Charakter eines Zellverbandes, sondern liegen von einander geschieden. Diejenigen, die sich dem Chorion am nächsten befinden, verlieren bald ihre schwarz gefärbten Einschlüsse, werden kleiner und bilden wieder einen Verband von rundlichen Zellen, die sich zuletzt stark abplatten. Das Plattenepithel stellt die Anlage der serösen Hülle dar (Fig. 14*a*—*c*, *sa*).

Wie bei *Formica* wird somit die Serosa nur von einem Teil des extraembryonalen Blastoderms gebildet. Das Plattenepithel wächst dann nach hinten und schließt sich am Hinterpol des Eies zu einem Sack, der serösen Hülle.

Der frühzeitige Rückenverschluß folgt bei *Camponotus* prinzipiell in derselben Weise wie bei *Formica*, und die Zellen des provisorischen Rückens gelangen später in das Herzrohr, wo sie verloren gehen.

Chrysomela.

Die Bildung der Embryonalhüllen bietet bei *Chrysomela* nichts Bemerkenswertes dar, sondern stimmt prinzipiell mit derjenigen der übrigen Chrysomeliden überein.

Es wird somit eine Schwanzfalte durch Einstülpung der Hinterpartie der Keimscheibe hervorgerufen, deren Innenblatt von den Cylinderzellen der Keimscheibe, deren Außenblatt von den Plattenzellen des extraembryonalen Blastoderms aufgebaut ist.

Allmählich wird die Einstülpung tiefer, während sich gleichzeitig die Schwanzfalte immer nach vorn ausdehnt.

Die Blätter der Falte sind nunmehr beide von einem Plattenepithel gebildet.

Wenn die Schwanzfalte etwa zwei Drittel des Restes der Keim-

scheibe bedeckt, treten am Kopfende zwei neue Falten auf, die als Kopffalten zu bezeichnen sind und sich bald median miteinander zu einer Faltenbildung vereinigen.

Schwanz- und Kopffalte begegnen einander zuerst lateral, wodurch eine Ringfalte gebildet wird (Fig. 22). Bei der Schließung der Öffnung bilden sich die beiden Embryonalhüllen dadurch, daß Außen- und Innenblatt der Ringfalte mit seinem Visavis verlötet wird.

Selbständige laterale Falten fehlen somit bei *Chrysomela*, was gegen die Vermutungen Heiders (89) und Grabers (90) hervorzuheben ist.

Wenn die Körperränder des Embryos nach oben zum Rückenverschluß zu wachsen beginnen, schlägt sich jederseits eine Falte des Amnions dorsal, d. h. das Amnion dehnt sich zu einer Falte aus, ohne die Verbindung mit den Körperrändern des Embryos zu verlieren[1].

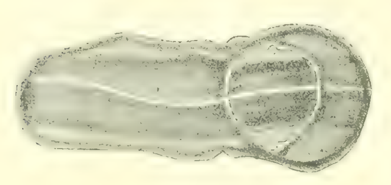


Fig. 22.

Hierbei ist zu bemerken, daß das Amnion nicht ventral einreißt, sondern nur stark ausgedehnt wird, wodurch die Zellkerne sehr entfernt voneinander zu liegen kommen. Auch wird das Amnion nicht mit der serösen Hülle verklebt, sondern bewegt sich frei innerhalb derselben.

Ich hebe dies gegen Kowalewsky (71) und Graber (88) hervor, die bei *Hydrophilus* gefunden haben, daß das Amnion mit der Serosa ventral verklebt und hier einreißt, wonach die beiden Embryonalhüllen dorsal geschoben werden, um das Dorsalorgan zu bilden. Ähnliches ist auch für *Melolontha* von Graber (89) beschrieben.

Die beiden Falten des Amnions bilden sich von vorn nach hinten aus, in einem Stadium, wo noch das Schwanzende des Embryos sich an der Dorsalseite des Dotters befindet, und begegnen sich in der dorsalen Medianlinie, wobei das äußere und innere Blatt mit seinem Visavis verklebt.

Die beiden inneren Blätter stellen dann zusammen einen provisorischen Rückenverschluß dar, während die äußeren sich von den inneren abheben und innerhalb der Serosa eine zweite Hülle bilden.

---

[1] Vielleicht ist die Entstehung der Falten des Amnions derart zu erklären, daß der flüssige Inhalt der Amnionhöhle nach oben gedrängt wird und dann auch die Ränder des Amnions nach oben hervorpreßt, indem etwa gleichzeitig der Embryo eine mehr oberflächliche Lage einnimmt und sich etwas nach vorn bewegt (rudimentäre Umrollung; vgl. S. 75).

Der Embryo wird somit von zwei freien Hüllen, der Serosa und dem größten Teil des Amnions, umgeben, während der Rest des Amnions den provisorischen Rücken desselben bildet.

Die Amnionhülle wird mit der Serosa, wie es scheint, fest verklebt; die Zellkerne derselben sind nunmehr nur spärlich vorhanden und liegen weit voneinander entfernt. Sie sind jedoch von den Kernen der serösen Hülle wohl geschieden, indem sie kleiner sind und mit Eisenhämatoxylin wenig stark gefärbt werden. Die beiden verklebten Hüllen werden noch vor der Geburt der Embryonen aufgelöst.

Der definitive Rückenverschluß schreitet von vorn und hinten gegen die Mittelpartie des Embryos.

Zuerst schließt sich der Kopf, dann der Hinterteil des Abdomens, so daß zuletzt nur der Vorderteil des Abdomens und der Thorax offen sind. Hier erfolgt, da die Körperränder miteinander parallel liegen, der Verschluß auf einmal.

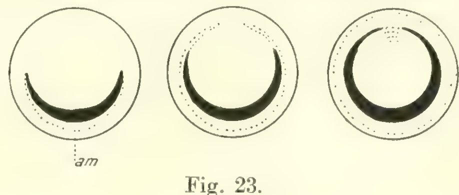


Fig. 23.

Beim definitiven Rückenverschluß wird die provisorische Rückenhülle median zusammengepackt und nach unten gedrängt, um zuletzt in dem Dotter zugrunde zu gehen.

Die degenerierenden Zellen sind auffallend spärlich vorhanden, was wohl aber darin eine Erklärung findet, daß der größte Teil des Amnions nicht im Aufbau der provisorischen Rückenhülle verwandt wurde.

Das Schicksal des Amnions ist hier in Fig. 23 für *Chrysomela* schematisch wiedergegeben.

Allgemeines über die Embryonalhüllen.

Die beiden Embryonalhüllen der Insecta amniota gehen unzweideutig stets aus denselben Partien des Blastoderms hervor, in dem das extraembryonale Blastoderm die Serosa, das embryonale Blastoderm oder die Keimscheibe das Amnion liefern.

Dies kann nicht immer sicher entschieden werden, da bei mehreren Pterygoten, z. B. den Coleopteren, die beiden Partien des Blastoderms nicht scharf voneinander abgegrenzt sind. Dessen ungeachtet müssen wir wohl die Embryonalhüllen der Pterygoten als insofern homologe Bildungen betrachten, als sie stets aus wenigstens teilweise entsprechenden Teilen des Blastoderms entstehen (vgl. S. 41).

Beim Entstehen der Embryonalhüllen machen sich die Hüllenfalten bemerkbar, deren Innenblatt von Randzellen der Keimscheibe, deren Außenblatt von Zellen des extraembryonalen Blastoderms gebildet wird.

Die Zahl der Falten ist verschieden. Bei den Termiten finden wir nur eine einzige, die Schwanzfalte, bei den Orthopteren und Dermapteren daneben auch Kopffalten, HEYMONS (95) und nach SCHWARZE (99) bei den Lepidoptera auch Lateralfalten. Zuletzt wird aber nur eine Falte, eine Ringfalte, gebildet.

Die Ringfalte schließt sich ventral von der Keimscheibe, wobei die beiden Embryonalhüllen geliefert werden.

Allgemein wird für die seröse Hülle angegeben, daß dieselbe zugrunde geht, ohne am Aufbau des Embryonalkörpers teilzunehmen. Entweder gelangt sie an die Nackengegend des Embryos, um hier ein »Dorsalorgan« zu bilden, das später in das Innere des Embryos gedrängt und absorbiert wird, oder sie wird einfach, wie bei einigen Coleopteren, in situ aufgelöst. Zuletzt ist auch an die Ameisen, *Formica*, zu erinnern, wo die Serosa ventral in der Nähe der Mundöffnung zusammengepackt wird.

Betreffs des weiteren Schicksals des Amnions geben BRUCE (87), GRABER (88), NUSBAUM (90) u. a. an, daß die Amnionzellen dorsal gelangen und zu den Hypodermiszellen des Rückens werden, eine Ansicht, die später von HEYMONS (95) u. a. nicht bestätigt werden konnte. Nach HEYMONS sollen die Amnionzellen einfach in den Dotter gepackt werden, um hier zu grunde zu gehen, wie ich dies auch bei den von mir untersuchten Embryonen gefunden habe. Bei *Chrysomela* wird aber nur ein Teil der Amnionzellen in den Dotter gedrängt, während ja die meisten eine zweite Hülle um den Embryo bilden und erst später zerstört werden.

Dagegen wird nach weitaus den meisten Forschern eine provisorische Rückenhülle von Amnionzellen geliefert. Diese provisorische Rückenhülle wird dann durch die emporwachsenden Körperränder ersetzt.

Es verdienen hier zwei Ordnungen der Pterygoten, die Hymenoptera und Diptera, eine nähere Besprechung.

Wie schon vorher angedeutet wurde, differieren die Ansichten betreffs der Embryonalhüllen der Hymenopteren, indem speziell GRABER (89, 90) das Vorhandensein beider Hüllen angenommen hat, während CARRIÈRE u. BÜRGER (97) nur eine, die Serosa, beobachten konnten.

Über die Embryonalhüllen bei *Formica rufa* sagt GRABER (89) u. a. folgendes: »Im Gegensatz zu GANIN, der bekanntlich nur eine

Hülle kennt, unterscheide ich ganz deutlich deren zwei, nämlich ein Ectopygma *ah*, das der Eischale, und ein Entopygma *ih*, welches dem Ectoderm *ec* des Embryos anliegt«, und ferner: »Noch schärfer tritt das Entopygma hervor, dies insbesondere über der Mundeinstülpung *m* über die es sich frei hinwegzieht«, l. c. 146.

Nach GRABER sollen somit die beiden Hüllen einen überall geschlossenen Doppelsack um den Embryo bilden und der Rückenverschluß durch die emporwachsenden Körperränder des Embryos erfolgen.

Noch viel bestimmter spricht sich GRABER über die Hüllen von *Polistes gallica* aus: »Jeden Zweifel an das Vorkommen zweier Hüllen bei Hymenopteren beseitigen aber vor allem wirkliche Schnitte durch die Eier von *Polistes gallica*« l. c. 146.

Da ich aber bei verschiedenen Ameisen-Arten nur eine Hülle, die Serosa, gefunden habe und ebenso CARRIÈRE u. BÜRGER bei *Polistes* und *Chalicodoma*, muß wohl die Richtigkeit der Auffassung GRABERS als unwahrscheinlich angesehen werden.

Die Bildung der serösen Hülle scheint bei *Chalicodoma* prinzipiell in derselben Weise wie bei den Ameisen zu verlaufen. Der Unterschied liegt nur darin, daß nach der Ansicht bei *Chalicodoma* das ganze (extraembryonale) Blastoderm zur Bildung der Hülle verbraucht wird.

Dasselbe ist in diesem Stadium dorsal unterbrochen, steht aber überall mit den Rändern des Embryos (Keimscheibe) in unmittelbarer Verbindung. Dann trennt sich das Blastoderm von dem Embryo unter Bildung einer Kopf- und Schwanzfalte und wird mit den freien Rändern zuerst ventral, dann dorsal zu einem Sack, der serösen Hülle, vereinigt.

Es scheint mir nun nicht unwahrscheinlich, daß auch bei *Chalicodoma*, wie bei den Ameisen, Partien des extraembryonalen Blastoderms eliminiert werden können, und zwar daß diese Partien eben die von CARRIÈRRE u. BÜRGER als vordere und hintere Entodermanlage bezeichneten Zellwucherungen des Blastoderms repräsentieren.

Bei der Bildung des unteren Blattes, des Mesoderms, CARRIÈRE u. BÜRGER, bilden sich die bekannten Furchen ventral im embryonalen Blastoderm, Keimstreifen, die ein Medianfeld, Mittelplatte, zwischen sich fassen. Die Mittelplatte stellt die Anlage des unteren Blattes, Mesoderms, dar.

Vorn und hinten von der Mittelplatte und von derselben wohl geschieden, also im extraembryonalen Blastoderm, findet nun eine starke Zellwucherung statt, die die beiden entodermalen Mitteldarmanlagen liefern sollen. »Der Vorgang, durch welchen von beiden Stellen

her eine verhältnismäßig sehr große Anzahl von Zellen in die Tiefe gelangt, unterscheidet sich vollständig und sehr bestimmt von der Anlage des Mesoderms. Es findet keine Einsenkung, Einfaltung oder Überwachsung statt, sondern auf gewissen Gebieten (Inseln) des Vorder- und Hinterfeldes vermehren sich die Blastodermzellen durch mitotische tangentiale Teilung« (l. c. 293)[1].

Die beiden Wucherungen machen sich dann von der oberflächlichen Zellschicht los, die als Ectoderm bezeichnet wird, und wachsen einander zur Bildung des Mitteldarmepithels entgegen.

Vielleicht entspricht nun die sogenannte hintere Entodermanlage bei *Chalicodoma* denjenigen Zellen des extraembryonalen Blastoderms, die bei *Formica* nach innen durch eine Einstülpung gelangen. Zwar dehnen sich diese nicht nach vorn aus um ein Mitteldarmepithel zu bilden, was dagegen ja an die Verhältnisse bei *Camponotus* erinnert, indem hier extraembryonale Zellen zahlreich in das Körperinnere des Embryos gelangen, um hier nach außen von dem eigentlichen Mitteldarmepithel einen epithelialen Zellverband darzustellen.

Die vordere Entodermanlage bei *Chalicodoma* findet dagegen nicht bei *Formica* ein Homologon, was wohl darin zu suchen ist, daß das spärliche extraembryonale Blastoderm vor der Keimscheibe ganz zur Bildung der serösen Hülle verwandt wird, während bei *Camponotus* zwar einige Zellen der betreffenden extraembryonalen Blastodermpartie nach innen geraten, die meisten aber von der Dotteroberfläche abgedrängt werden und sich in eine Zellanhäufung polar innerhalb der Eischale sammeln.

Schon früher hatte Grassi (84) bei der Biene zwei Zellwucherungen beobachtet, die jedoch nicht selbständig wie bei *Chalicodoma* entstehen sollen, wohl aber das Mitteldarmepithel liefern. Später konnte aber Dickel (04), ebenfalls bei der Biene, nachweisen, daß die vordere Wucherung durch eine Einstülpung gebildet wird. Er hat jedoch unzweideutig den Vorder- und Hinterpol des Eies verwechselt, wodurch die Ähnlichkeit mit *Formica* sehr viel größer wird.

Ich komme zu diesen Fragen unten zurück, wenn es gilt, die verschiedenen Auffassungen über die Entstehung des Mitteldarmepithels der Insekten zu besprechen und dieselbe möglichst gut mit der meinigen

[1] Nach den Abbildungen zu urteilen, sind es nicht eigentlich die oberflächlichen Zellen der Blastoderminseln, die durch tangentiale Teilungen eine Wucherung hervorrufen. Es werden vielmehr Zellen von der Oberfläche nach innen gedrängt, um sich hier mitotisch zu vermehren, ähnlich wie wir es bei *Formica* kennen gelernt haben.

in Einklang zu bringen. Ich habe hier nur auf die Möglichkeit aufmerksam gemacht, daß die sogenannte vordere und hintere Mitteldarmanlage der Hymenoptera vielleicht nur ein extraembryonales Material repräsentiert, das durch Wucherung oder Einstülpung eliminiert wird, während der Rest des extraembryonalen Blastoderms die seröse Hülle liefert.

Ehe wir die Hymenopteren verlassen, um uns den Dipteren zuzuwenden, will ich noch einmal an den frühzeitigen Rückenverschluß der Ameisenembryonen erinnern, der hier nur provisorischer Natur ist und allem Anschein nach von Ectodermzellen bewirkt wird, die den Amnionzellen der Insecta amniota vielleicht homolog sein können.

Auch Carrière u. Bürger geben für *Chalicodoma* an, daß der Rückenverschluß durch das Ectoderm der Körperwände zustande kommt. Dabei heißt es zunächst: »Wie ich hier vorgreifend bemerken will, beginnt, nachdem sich das Blastoderm rings von dem ganzen Embryo losgelöst und zur Keimhülle erhoben hat, die Umwachsung des Dotters durch das Ectoderm. Dabei flachen sich die Zellen des Randes ab und schieben sich als sehr dünne Schollen über den Dotter . . .« (l. c. 307).

Der Rückenverschluß bei *Chalicodoma* scheint nun nach Carrière u. Bürger definitiv zu sein; sie haben wenigstens diese Frage nicht weiter behandelt.

Es ist nun aber sehr fraglich, ob nicht die »sehr dünnen Schollen«, die sich über den Dotter schieben, mit den Zellen der provisorischen Rückenhülle der Ameisen homolog sind, d. h. daß wir ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Ameisen wiederfinden können. Wenigstens ist die Ähnlichkeit zwischen den Querschnitten der Fig. 146 u. a. mit denjenigen der Fig. 63, 66 meiner Arbeit eine außerordentliche. Das Plattenepithel des Rückens geht auch hier in das Cylinderepithel der Ventralseite unmittelbar über, und sollte somit meiner Vermutung nach von dem emporwachsenden Cylinderepithel gegen die dorsale Medianlinie zusammengedrängt und ersetzt werden.

Vielleicht sind die in Fig. 163 als Blutzellen bezeichneten Elemente solche weggedrängte Zellen der provisorischen Rückenhülle.

Betreffs der Bildung der Embryonalhüllen sind die Dipteren besonders interessant, indem wir hier, wie bei den Hymenopteren, Veränderungen beobachten können, die unzweideutig sekundärer Natur sind, aber dazu führen können, daß überhaupt keine Embryonalhüllen gebildet werden.

Von mehreren Dipteren wissen wir nach den Untersuchungen

von WEISMANN (63) und KUPFER (66), *Chironomus*, METSCHNIKOFF (66), *Simulia*, daß die beiden Embryonalhüllen in gewöhnlicher Weise durch Bildung einer Kopf- und Schwanzfalte entstehen, während bei andern, *Cecidomya*, METSCHNIKOFF (66), Amnionfalten gebildet werden, die einander aber nie begegnen. Es fehlen somit hier tatsächlich Embryonalhüllen[1].

Zuletzt sind vor allem die Musciden zu nennen, wo hauptsächlich nur eine Schwanzfalte zum Ausdruck kommen soll, die aber später wieder schwindet und deren Zellen somit an der Rückenbildung teilnehmen[2].

Leider haben sich die Muscidenforscher nicht genau mit den letzten Stadien der Muscidenentwicklung beschäftigt; sie haben daher auch nicht entscheiden können, ob die Zellen der Falten definitiv den Rücken des Embryos bilden oder ob sie, wie wir es bei den Insecta amniota kennen gelernt haben, degenerieren und zugrunde gehen.

Wenn es sich aber um wirkliche Hüllenfalten, Amnionfalten, handelt, müssen wir annehmen, daß das Außenblatt von Zellen des extraembryonalen Blastoderms, das Innenblatt von Zellen, Randzellen, des embryonalen Blastoderms, Keimscheibe, aufgebaut ist.

Der Rücken des Embryos wird somit eventuell immer von Zellen gebildet, die den Zellen der Serosa und des Amnions der Insecta amniota homolog sind.

Da wir aber wissen, daß nach der Mehrzahl der Insektenembryologen die Zellen der beiden Embryonalhüllen zugrunde gehen, ohne am Aufbau des Embryonalkörpers definitiv teilzunehmen, erscheint es mir als das plausibelste, daß auch bei den Musciden die betreffenden Zellen demselben Schicksal unterliegen.

Den Tatsachen, die mit dieser Frage verknüpft sind, habe ich eine genauere Aufmerksamkeit in der Abteilung über die Mitteldarmbildung geschenkt, und halte dies für zulässig, da es sich ja bei den Musciden wie bei den Hymenopteren um eine vordere und hintere Entoderm-, Mitteldarmanlage, handeln soll, die aber meiner Vermutung nach vielleicht in derselben Weise interpretiert werden kann, die ich für *Chalicodoma* und *Apis* verwandt habe.

Unter Voraussetzung, daß die vordere und hintere »Mitteldarmanlage« eine eliminierte Partie des extraembryonalen Blastoderms repräsentiert, wird natürlich die extraembryonale Rückendecke der Muscidenkeimscheibe schon früh beträchtlich reduziert. Ob auch die

[1] Auch RITTER (90) gibt für *Chironomus* beide Hüllen an.

[2] Es soll sich auch eine sehr unscheinbare Kopffalte bilden.

Randzellen der Keimscheibe, die den Amnionzellen der Insecta amniota homolog sind, an der Bildung der sogenannten vorderen und hinteren Mitteldarmanlage teilnehmen, kann nicht ohne weiteres entschieden werden, da das embryonale und das extraembryonale Blastoderm ohne scharfe Grenze ineinander übergehen. Ich glaube jedoch hier zu der Annahme berechtigt zu sein, daß ein Teilnehmen von den Randzellen der Keimscheibe ausgeschlossen oder wenigstens sehr unwahrscheinlich ist, indem bei *Formica* dies nicht der Fall ist.

Ich halte es somit für wahrscheinlich, daß ein Rückenverschluß nicht nur von extraembryonalen Zellen, sondern auch in der Peripherie von den Randzellen der Keimscheibe bewirkt wird, und daß weiter der Rückenverschluß provisorischer Natur ist.

Wenn dann der definitive Rückenverschluß zustande kommt, wird das provisorische Rückenepithel von den eigentlichen Körperrändern gegen die dorsale Medianlinie gedrängt, um innerhalb der Körperwände zugrunde zu gehen.

Gegen diese Auffassung sprechen nun die Ergebnisse GRABERS (88), indem das »Amnion« und die »Serosa« an der definitiven Rückenbildung teilnehmen sollen.

Teils haben aber spätere Forscher, HEYMONS (95) u. a., die Auffassung GRABERS nicht bestätigen können, teils deuten auch mehrere Verhältnisse seiner Arbeit darauf hin, daß seine Annahme sich nicht ohne Einwand verteidigen läßt.

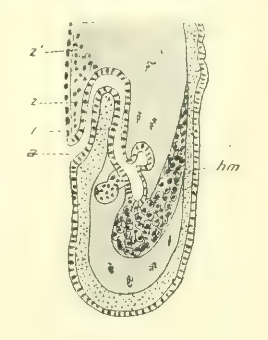


Fig. 24.

In Fig. 25 hat GRABER (89) bei *z* und *z'* eine Menge von Zellen abgebildet, die im Querschnitt Fig. 36 u. a. wiederzufinden sind und von GRABER als Mesodermzellen betrachtet werden, »die vom geschlossenen, an der Ventralseite des absteigenden Proctodäumschenkels befindlichen Lager der Mesodermschicht (sagen wir vom Punkte *i* aus) um die Seitenwände dieses abgeflachten Rohres herum und auf dessen dorsale Wand hinüber wandern, und zwar zu dem Zwecke, um die an diesem Proctodäumteil bald nachher nachweisbare Muskelbekleidung zu bilden . . .« l. c. 288. (Fig. 24, nach GRABERS Fig. 25.)

Es ist aber nun zu bemerken, daß die betreffenden Zellen sowohl nach GRABER als auch nach VOELTZKOW (89) durch ihre Größe ausgezeichnet sind und wohl schon dadurch mit den übrigen Mesodermzellen nicht mehr verglichen werden können. Auch sind sie sowohl

von Voeltzkow (Fig. 72) als von Graber (Fig. 37) noch in einem Stadium abgebildet, wo das Proctodäum von einer Muscularis bekleidet ist.

Meiner Vermutung nach haben wir es hier mit Zellen zu tun, die von der provisorischen Rückenhülle stammen und von den emporwachsenden Körperrändern nach innen gedrängt sind. Ob sie extraembryonale Zellen oder Randzellen der Keimscheibe repräsentieren, können wir nicht entscheiden, obschon das erstere am wahrscheinlichsten erscheint, indem die noch befindliche Rückenhülle, »Amnion«, Voeltzkow, von außerordentlich zarten Zellen aufgebaut sein soll und daher in seiner Fig. 71 als eine Bogenlinie gezeichnet ist. Bei den von mir untersuchten Embryonen sind eben die Amnionzellen oder Zellen, die den Amnionzellen homolog sind, durch ihre außerordentliche Kleinheit ausgezeichnet, während anderseits die extraembryonalen Zellen die ersteren an Größe weit übertreffen.

Es ist wohl anzunehmen, daß später auch das Plattenepithel des Rückens von den wirklichen Körperrändern nach innen gedrängt wird. Vielleicht bilden die Zellen desselben den von Graber (89) als Herzanlage bezeichneten soliden Zellstrang, der dorsal von dem Mitteldarm verläuft oder stammt derselbe von den Zellen des extraembryonalen Blastoderms, die hier von den sich nähernden Ursegmenten in der dorsalen Medianlinie zu einer strangförmigen Bildung zusammengepackt werden. Denn, wie aus den Abbildungen Grabers entnommen werden kann, haben sich die Ursegmente in diesem Stadium noch nicht dorsal begegnet, um durch die Cardioblasten das Herzrohr zu bilden. Zwar soll das Herz bei den Musciden nach Graber einen ganz andern Ursprung haben als z. B. bei gewissen Käfern, was aber nicht weiter behandelt wird und jedenfalls sehr fraglich erscheint.

Embryonalhüllen im Sinne der Pterygoten fehlen bei den Apterygoten und Myriopoden.

Es scheint mir jedoch nicht unwahrscheinlich, daß die betreffenden Articulaten Übergangsformen repräsentieren können, indem schon hier das extraembryonale Blastoderm und die Randzellen des embryonalen einem Schicksal unterliegen, das an dasjenige der entsprechenden Zellverbände der Pterygoten erinnert.

Es sollen hier zuerst die Apterygoten besprochen werden, deren Embryonalentwicklung durch die Untersuchungen Heymons' (97, 05) an *Lepisma* und *Machilis* ziemlich gut bekannt ist.

a. *Lepisma.*

Wie bei den Pterygoten, z. B. *Eutermes*, wird das Blastoderm durch die Bildung der Keimscheibe in zwei Regionen differenziert, die als embryonales und extraembryonales Blastoderm bezeichnet werden können.

Das letztere wird von Heymons Serosa genannt, was aber streng genommen nicht zulässig erscheint, da ja bei *Lepisma* in der Tat niemals eine Serosa gebildet wird.

Ebensowenig läßt sich die Bezeichnung Amnion für die Randzone des embryonalen Blastoderms verteidigen, wenn sich diese beim Einsenken der Keimscheibe in den Dotter in einer zelligen, zarten Haut ausdehnt. Wir können hier nur von Zellverbänden sprechen, die vielleicht der Serosa und dem Amnion der Pterygoten gleichwertig sind. Dafür spricht wenigstens auch dasselbe Schicksal derselben.

Wir finden somit nach der Umrollung des Embryos, daß der größte Teil der Dotteroberfläche von den »Amnion«zellen bedeckt ist, während die Zellen der »Serosa« sich dorsal am Vorderende des Embryos in ein Dorsalorgan zusammengezogen haben.

Das Dorsalorgan geht hier zugrunde, wie es später ebenfalls für die »Amnion«zellen der Fall ist, die von den emporwachsenden Körperrändern weggedrängt und ersetzt werden.

Ganz analoge Verhältnisse finden wir nun, wie bekannt, bei manchen Pterygoten, z. B. den Isoptera, wieder.

Der Unterschied liegt aber darin, daß bei den letzteren das extraembryonale Blastoderm und die Randzone des embryonalen zuerst die beiden Embryonalhüllen bilden und erst später, nach der Umrollung, zusammen einen provisorischen Rückenverschluß bewirken, während bei *Lepisma* die betreffenden Zellverbände direkt ebenfalls einen provisorischen Rückenverschluß repräsentieren.

Die Ähnlichkeit wird noch mehr erhöht, wenn wir uns erinnern, daß beim Versenken der *Lepisma*-Keimscheibe in den Dotter eine Ringfalte hervorgerufen wird, deren Innenblatt von Zellen der Randzone, deren Außenblatt von extraembryonalen Zellen gebildet wird, also eine wahre Amnion-(Hüllen-)falte repräsentiert.

Auch Heymons hat darauf aufmerksam gemacht, daß, wenn sich die Ränder der Ringfalte schließen, Fig. 6, Heymons (05), »so erhalten wir das bekannte Verhalten pterygoter Insekten, bei denen der Keimstreifen in den Eidotter eingestülpt und von den Keimhüllen bedeckt ist« (l. c. 130).

b. *Machilis.*

Prinzipiell dieselben Verhältnisse finden wir bei *Machilis* wieder; anstatt aber von Amnion und Serosa zu sprechen, hat HEYMONS die Bezeichnungen Proamnion und Proserosa angewendet.

Diese Bezeichnungen sind sehr gut gewählt und dürften einwandfrei auch für die entsprechenden Zellverbände bei *Lepisma* passen, indem es sich wohl um homologe Bildungen handelt, denn »es leitet sich jedenfalls das Proamnion von denselben indifferenten Blastodermzellen her, von denen aus auch der Embryo seinen Ursprung nahm« (l. c. 124).

Auch ist zu bemerken, daß das kleinzellige Proamnion sich später immer mehr über die Eioberfläche ausdehnt und daß gleichzeitig die großzellige Proserosa in ein Dorsalorgan zusammengedrängt wird, um dann zugrunde zu gehen. Dasselbe Schicksal trifft auch für das Proamnion zu, nachdem dasselbe eine Zeitlang allein einen provisorischen Rückenverschluß bewirkt hat[1].

Während der Bildung des Dorsalorgans und der Ausdehnung des Proamnions führt der Embryo Bewegungen aus, die allem Anschein nach einen Umrollungsprozeß repräsentieren, wie ich es näher in der Abteilung über die Krümmungen der Insektenembryonen behandelt habe (S. 69).

Wenn meine Vermutung richtig ist, finden wir somit bei den bisher untersuchten Thysanuren Verhältnisse wieder, die vor allem sehr an diejenigen Pterygoten erinnern, die eine Umrollung besitzen.

Die genannten Pterygoten und die Thysanuren verhalten sich dadurch in ähnlicher Weise, daß sie zwei scharf differenzierte Zellverbände zu einer provisorischen Rückenbildung verwenden, und daß diese von entsprechenden Partien des Blastoderms entstammen, die somit schon bei den Thysanuren als ein Abortivmaterial betrachtet werden können, indem sie nach der Umrollung des Embryos zugrunde gehen.

Bei den übrigen Apterygota, den Collembola, wird ebenfalls ein Dorsalorgan gebildet, obschon die Entstehung desselben hier sehr frühzeitig erfolgt und nicht mit einer Umrollung in Verbindung steht.

Das Dorsalorgan der Collembola, Poduriden, wird daher z. B. von

[1] HEYMONS hält es doch für möglich, daß ein Teil der Proamnionzellen an der definitiven Rückenbildung teilnehmen.

Hirschler (09) nur im weiteren Sinne des Wortes mit dem aus der Serosa sich entwickelnden Dorsalorgan der Pterygoten als homolog betrachtet, indem beide Dorsalorgane ectodermaler Herkunft sind oder, wie ich es besser ausdrücken wollte, beide dem extraembryonalen Blastoderm entstammen.

Nach Hirschler findet sich nun aber bei den Pterygoten eine dem Dorsalorgan der Poduriden gleichwertige Bildung in dem von ihm bei *Donacia crassipes* beobachteten »Degenerationsfeld« des späteren extraembryonalen Blastoderms.

Denn das Degenerationsfeld bildet sich, wie bei den Poduriden, sehr frühzeitig, schon vor der Entstehung der Keimblätter, aus und wird nach kurzer Zeit nach innen gestülpt und von dem seitlichen Ectoderm überwachsen.

Dagegen soll das Dorsalorgan, wie wir es z. B. bei *Eutermes* und *Lepisma* kennen gelernt haben, ein neu erworbenes, sekundäres Organ sein, das nebst dem primären Dorsalorgan in der Ontogenese von *Donacia* auftritt.

Bei *Donacia* tritt somit die Auflösung des extraembryonalen Blastoderms in zwei Perioden auf, indem frühzeitig ein Teil desselben als »Degenerationsfeld«, primäres Dorsalorgan, und erst später der Rest desselben als sekundäres Dorsalorgan zugrunde geht, nachdem es eine Zeitlang die seröse Hülle gebildet hat.

Gegen die Auffassung Hirschlers kann nun aber hervorgehoben werden, daß es doch sehr unwahrscheinlich ist, daß eine dem Dorsalorgan der Poduriden gleichwertige Bildung bisher nur bei *Donacia* aufgefunden worden ist, während den übrigen geflügelten Insekten eine solche Bildung fehlt.

Die Meinung Hirschlers, daß in der Tat ähnliche Gebilde auch bei andern Pterygoten vorkommen aber morphologisch andersartig gedeutet sind, wie z. B. bei *Endromis* (Schwangart), und vor allem bei *Apis* (Dickel), kann vielleicht noch nicht als Stütze für seine Auffassung verwandt werden. Ich glaube wenigstens für *Apis* ausdrücken zu dürfen, daß, wenn ich Dickel und Hirschler richtig verstanden habe, die mit dem Degenerationsfeld bei *Donacia* vergleichbare Zellpartie der Bienenembryonen nur im Plasma eingebettete Kerne sind, die von mir für die Ameisen als Dorsalsyncytium bezeichnet worden ist und bei *Formica* von den emporwachsenden Körperrändern nach innen gedrängt wird.

Hat dagegen Hirschler die von Dickel beobachtete Einstülpung

am Vorderpol des Bieneneies gemeint, wird die Sache mehr verständlich; allein es handelt sich sehr wahrscheinlich um eine Verwechslung der beiden Eipole, wie ich schon oben erwähnt habe, wodurch die Einstülpung am hinteren Pol zu liegen kommt.

Jedoch kann HIRSCHLER eben bei der Biene eine Stütze für seine Meinung erhalten, denn die eingestülpte Zellmasse ist fast sicher derjenigen bei *Formica* am hinteren Eipole homolog und, unter dieser Voraussetzung, von extraembryonalen Zellen aufgebaut.

Die Einstülpung tritt bei den betreffenden Hymenopteren sehr frühzeitig auf und die Zellen derselben werden wenigstens bei *Formica* noch in den Larvenstadien beibehalten.

Wenn wir somit mit einem primären Dorsalorgan eine Partie des extraembryonalen Blastoderms meinen, die frühzeitig von dem zu der Serosa werdenden Rest desselben eliminiert wird, können wir ja nicht nur bei *Donacia*, sondern auch bei den Ameisen und *Xiphidium* von einem primären Dorsalorgan reden, dagegen ist letzteres nicht der Fall, wenn die eliminierte Partie auch frühzeitig degenerieren muß oder innerhalb des Embryonalkörpers gelegen sein muß, *Myrmica*[1].

Wenn wir auch bei andern Coleoptera ein primäres Dorsalorgan auffinden wollen, findet sich ein solches auch bei *Chrysomela hyperici*; es ist aber keineswegs, wie bei *Donacia*, als ein Degenerationsfeld ausgebildet, allein an vereinzelten Punkten scheinen unmittelbar nach der Blastodermbildung sehr spärliche Zellen von dem Blastoderm nach innen gedrängt zu werden. Hier wird somit allerdings ein, wenn auch sehr kleines, Zellmaterial von der Bildung der serösen Hülle eliminiert.

Das frühzeitige Entstehen des Dorsalorgans bei den Collembolen hat schon HEYMONS (01) derart zu erklären versucht, daß die Zellen desselben eine neue Aufgabe übernommen haben, indem sie »bei diesen Tieren nicht selten in einem gewissen Zusammenhang mit einer embryonalen das Ei umhüllenden cuticularen Membran stehen, die unter der Eischale sich vorfindet« (l. c. 163).

Ob das ganze extraembryonale Blastoderm in der Bildung des Dorsalorgans bei den Collembolen verbraucht wird, kann noch nicht entschieden werden. Wahrscheinlich ist aber dies, wie bei den Thysanuren, der Fall.

[1] Vgl. meine Arbeit über *Myrmica*. Zool. Anz. 1913.

Vielleicht werden spätere Untersuchungen lehren, daß die Oberfläche des Dotters provisorisch nicht nur von Zellen des extraembryonalen, sondern auch von Zellen des embryonalen Blastoderms bedeckt ist, und daß wir somit auch bei den Collembolen von einer Proserosa und Proamnion reden können. Wenigstens läßt sich schon die Bezeichnung »Proserosa« für das Dorsalorgan verteidigen, indem ja dasselbe von extraembryonalen Zellen aufgebaut ist und eine dorsale Lage einnimmt.

Das »Proamnion« wäre dann natürlich an der Eioberfläche zwischen dem Dorsalorgan und den definitiven Körperrändern des Embryos zu suchen.

Ich muß hier auf einige Verhältnisse bei den Myriopoden, *Scolopendra*, HEYMONS (01), aufmerksam machen, die nicht ohne Interesse sein können.

Bei *Scolopendra* bildet sich ebenfalls ein Dorsalorgan aus, das jedoch hier einem Teil des extraembryonalen Blastoderms seine Entstehung verdankt. Das letztere wird hier als Membrana dorsalis bezeichnet und geht ohne scharfe Grenze in das Keimstreifenectoderm über. Sowohl M. dorsalis als das Keimstreifenectoderm sollen sich später an der Bildung der Tergite beteiligen, wenn das Dorsalorgan verschwunden ist.

An der Homologie der Dorsalorgane der Arthropoden können wir nun nach HEYMONS nicht zweifeln, und diese Auffassung teile ich wenigstens in dem Sinne unbedingt, daß in allen bisher untersuchten Fällen das betreffende Organ vom extraembryonalen Blastoderm entstammt.

Das extraembryonale Blastoderm derjenigen Arthropoden, die Embryonalhüllen entbehren, kann wohl dann als eine Proserosa bezeichnet werden, da ja dieselbe wohl fast immer ganz oder vielleicht nur teilweise zur Bildung des Dorsalorgans verbraucht wird.

Wenn nun HEYMONS (05) für *Scolopendra* ausdrücklich hervorgehoben hat, daß echte Hüllen, Amnion und Serosa, fehlen, »selbst provisorische, den Dotter bekleidende Zellschichten, Proamnion und Proserosa, werden vermißt« (l. c. 131), scheint mir diese Meinung etwas fraglich, indem wenigstens die später das Dorsalorgan bildende Partie des extraembryonalen Blastoderms, wohl als eine Proserosa bezeichnet werden kann.

Unter der Voraussetzung, daß diese meine Auffassung richtig ist, mag es dann etwas verwundern, daß bei den hüllenlosen Arthropoden,

speziell den Myriopoden, dem Proamnion homologe Zellverbände meistens fehlen sollen.

Es ist aber vielleicht nicht ganz ausgeschlossen, daß der Rest der Membrana dorsalis, der nach dem Schwinden des Dorsalorgans allein den Rückenverschluß bewirkt, in der Tat eine Art von Proamnion repräsentiert.

Das Proamnion der Myriopoden braucht aber nicht wie das Proamnion der Thysanuren notwendig zugrunde zu gehen, um als ein solches bezeichnet werden zu können, wenn es nur aus den Zellen der Randzone des Keimstreifens aufgebaut wird. Denn diese niedrigen Tracheaten, Myriopoden und Collembolen, können wohl darin ein ursprüngliches Verhalten aufweisen, daß die dem Proamnion und Amnion entsprechende Randzone des Keimstreifens der Thysanuren und Pterygoten noch definitiv an der Rückenbildung teilnimmt, während das extraembryonale Blastoderm ganz oder teilweise durch die Entstehung eines Dorsalorgans von der definitiven Rückenbildung eliminiert wird. Daß der Rest der Membrana dorsalis, Proamnion?, bei *Scolopendra* und vielleicht ein Teil der Proamnionzellen zumal bei *Machilis* nach HEYMONS definitiv an der Rückenbildung teilnehmen, wurde schon vorher erwähnt (S. 56, Anm.).

Betreffs des Dorsalorgans bei *Scolopendra* lehren uns nun weiter die Untersuchungen HEYMONS (01), daß dasselbe mehrschichtig, der Rest der M. dorsalis dagegen einschichtig ist.

Die tieferen, proximal befindlichen Zellen desselben degenerieren und gehen zugrunde, »während die oberflächlichen ihr gewöhnliches Aussehen bewahren und auch gelegentlich normale Mitosen erkennen lassen. Ob eine Überwachsung der degenerierenden Zellen des Dorsalorgans von den angrenzenden Zellen der Dorsalhaut stattfindet, konnte ich nicht ermitteln, halte dies aber nicht für ausgeschlossen« (l. c. 158).

Wenn die letztere Annahme HEYMONS richtig ist, kann vielleicht die Fig. 53, Taf. VI, seiner Arbeit derart interpretiert werden, daß die oberflächliche intakte Schicht des Dorsalorgans in der Tat einen Teil der Proamnionzellen repräsentiert, die sich hier über das degenerierende Dorsalorgan von den Seiten her schließen.

Jedenfalls ist bei *Scolopendra* nachzuprüfen, ob dies nicht der Fall ist, und ob später nicht die eventuellen Proamnionzellen ihrerseits von den wirklichen Rändern des Embryos nach der Medianlinie und dann nach innen gedrängt werden.

Die definitiven Ränder des Embryos sollten dann, wenn wir Fig. 50, Taf. VI, HEYMONS (01), studieren, in der unmittelbaren Nähe der

Cardioblasten enden und die Myriopoden wären somit in dieser Hinsicht in die Nähe der Apterygoten zu stellen.

Unter denselben Gesichtspunkten, die ich hier für die Myriopoden dargelegt habe, sind vielleicht auch diejenigen Crustaceen zu betrachten, die ein von dem extraembryonalem Blastoderm gebildetes Dorsalorgan besitzen.

Ich will hier zuletzt auch etwas auf die Verhältnisse der Onychophoren und Anneliden eingehen.

Nach den Untersuchungen von WILLEY (99) über *Peripatus novaebritanniae* ist das Ei ohne Dotter und der Embryo entwickelt sich an der Oberfläche einer großen "blastodermic vesicle, whose wall consists of an internal layer of entoderm and an external layer of ectoderm" und weiter: "At first the embryonic tract lies at the posterial ventral extremity of the trophic or blastodermic vesicle, and at this stage the entire embryo bears a remarkable resemblance to an insect egg with the embryonic tract lying upon the yolk" (l. c. 592).

Die Ähnlichkeit mit dem Insektenei nach der Differenzierung des Blastoderms, Bildung der Keimscheibe, wird eine noch größere, wenn man, wie ich es getan habe, die Dottermasse nebst eventuellen Kernen nicht als Entoderm, sondern nur als ein Abortivmaterial betrachtet, während das Entoderm von dem unteren Blatte repräsentiert wird.

Sowohl bei *Peripatus* wie bei den Insekten findet sich in einem gewissen Stadium ventral die Keimscheibe oder »embryonic tract«, die dorsal mit dem extraembryonalen Blastoderm oder »trophic or blastodermic vesicle« in unmittelbarer Verbindung steht.

Nach WILLEY soll nun das Ectoderm der trophischen Blase als ein Trophoblast dienen, durch welches flüssige Nahrung von der Wand des Uterus nach innen geleitet wird. Dieser Aufgabe gemäß wird das Trophoblast nicht, wie die Insektenserosa, von plattenförmigen Zellen aufgebaut, sondern stellt ein »mucous epithelium« dar. Funktionell ist somit die Bedeutung des extraembryonalen Blastoderms, Serosa, der Insekten und das Trophoblast von *Peripatus* insofern verschieden, daß bei den ersteren das extraembryonale Blastoderm wohl nicht als Trophoblast eine Rolle spielt, sondern nur physiologisch als ein provisorischer Rückenverschluß der Keimscheibe bedeutungsvoll ist.

Dieselbe Aufgabe kommt nun aber auch gleichzeitig dem Ectoderm der trophischen Blase bei *Peripatus* zu.

In den folgenden Stadien bemerken wir nach den Angaben WILLEYS

einige Veränderungen des trophischen Ectoderms, die, wie ich glaube, sehr bedeutungsvoll und interessant sind.

»The trophic vesicle« wird nämlich von dem sich vergrößernden Embryo in derselben Masse verdrängt, um zuletzt in der Nackengegend ins Innere des Embryos zu gelangen und zugrunde zu gehen.

Der definitive Rücken wird somit von den Körperrändern des Embryos gebildet, während die Zellen des provisorischen Rückenverschlusses, »trophic vesicle«, zerstört werden.

Willey hat nun auf die Ähnlichkeit mit denjenigen Insekten, *Gryllus*, hingewiesen, bei welchen nach der Umrollung die Serosa als Dorsalorgan in der Nackengegend zusammengepackt wird, um hier zugrunde zu gehen.

Er kann jedoch keineswegs die Serosa der Pterygoten und »the trophic vesicle« als homologe Organe betrachten, sondern glaubt, daß wir bei den Insekten nur Reste der »trophic vesicle« bei *Peripatus* in dem Dorsalorgan der Poduriden und dem Indusium der *Xiphidium*-Embryonen, Wheeler (93), wiederfinden können.

Schon von Wheeler (93) wurde die Vermutung ausgesprochen, daß das Indusium vielleicht den letzten Rest eines sehr alten Organs repräsentiert, das nur unter den Pterygoten bei den Locustidae beibehalten worden ist.

Unter den Apterygoten, Poduriden, glaubt aber Wheeler in dem »micropylar organ« bei *Anurida* ein Homologon gefunden zu haben.

Die von Wheeler vertretene Meinung wird von Heymons (01) nicht geteilt: »Das Indusium ist eine so eigenartige und vor allem gegenwärtig auch noch so isoliert stehende Bildung, daß eine bestimmte morphologische Deutung desselben zur Zeit überhaupt kaum zulässig sein dürfte . . . Unter diesen Umständen scheint es mir nicht sehr ratsam zu sein, ein noch so wenig genau bekanntes Gebilde . . . zum Ausgangspunkt bestimmter Vergleiche und Erklärungsversuche der Verhältnisse bei andern Insekten zu verwenden« (l. c. 161).

Trotz der isolierten Stellung des Indusiums läßt sich jedoch nicht leugnen, daß dasselbe in einem gewissen Sinne dem »Micropylar organ« der *Anurida* homolog ist, da ja beide Gebilde nach Wheeler von dem extraembryonalen Blastoderm stammen. Dagegen können wir nicht entscheiden, ob diese Gebilde auch physiologisch gleichwertig sind, da wir in dieser Hinsicht über die betreffenden Organe nichts wissen.

Bekanntlich stellt die Anlage des Indusiums der *Xiphidium*-Embryonen eine Verdickung des extraembryonalen Blastoderms unmittelbar vor der Keimscheibe an der Ventralseite des Eies dar.

Nach der Bildung der Embryonalhüllen wird die betreffende Verdickung nach innen gestülpt, von der serösen Hülle abgeschnürt, und wandelt sich dadurch in ein selbständiges Gebilde um, das mit einem spaltförmigen Lumen versehen ist und das Indusium repräsentiert.

Später dehnt sich dasselbe innerhalb der Serosa über die Eioberfläche aus und wird zuletzt mit den Rändern verlötet. Von nun an sind somit innerhalb der Eischale drei Hüllen vorhanden, die Serosa und das äußere und das innere Indusium, die ja alle dem extraembryonalen Blastoderm entstammen.

Es ist nun zu bemerken, daß bei der Umrollung die dem Amnion am nächsten liegende Hülle, also das innere Indusium, mit dem Amnion verklebt und nach Beendigung der Umrollung vorn eine Art von Dorsalorgan bildet, während der Rücken des Embryos im übrigen von den Amnionzellen geliefert wird.

Das Dorsalorgan geht später zugrunde. Das Schicksal der Amnionzellen blieb dagegen Wheeler unbekannt; er glaubt jedoch, daß sie nicht definitiv an der Rückenbildung teilnehmen, sondern von den emporwachsenden Körperrändern funktionell ersetzt werden.

Allem Anschein nach verhalten sich somit die *Xiphidium*-Embryonen betreffs der Bildung und des Schicksals der Embryonalhüllen in der für mehrere Pterygoten bekannten Weise.

Wir finden somit hier, daß ein Teil des extraembryonalen Blastoderms von der Bildung der serösen Hülle eliminiert werden kann, um sich dann selbständig in einer ganz bestimmten Richtung zu entwickeln.

Das spätere Dorsalorgan der *Xiphidium*-Embryonen wird auch von dem betreffenden Teil des extraembryonalen Blastoderms aufgebaut und kann somit mit den Dorsalorganen der übrigen Insekten nur in dem Sinne homolog sein, daß dasselbe immer von extraembryonalen Zellen gebildet wird.

Vielleicht ist die Entstehung des Indusiums als eine Anpassung an die äußeren Entwicklungsbedingungen zu betrachten, wie es Heymons (01) vermutet, da die *Xiphidium*-Embryonen sich in Pflanzengallen entwickeln. Die Möglichkeit ist aber nicht ganz ausgeschlossen, daß einst eine Partie des extraembryonalen Blastoderms überflüssig und einfach durch Einstülpung eliminiert wurde, um sich dann sekundär als eine Anpassung im Sinne Heymons' weiter zu entwickeln, indem nach Wheeler die Anlagen des Indusiums keineswegs immer in derselben Weise auftreten, sondern an Größe, Form und Anzahl variieren können.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung der Ameisen lehren

aber, daß ja auch hier gewisse Partien des extraembryonalen Blastoderms nicht an der Bildung der serösen Hülle teilnehmen, sondern in verschiedener Weise eliminiert werden.

Ich erinnere hier an *Formica fusca*, wo der größte Teil des extraembryonalen Blastoderms durch Einstülpung innerhalb des Embryonalkörpers gelangt, während die wenigen extraembryonalen Zellen vor der Keimscheibe allein die Serosa liefern.

Noch viel ähnlicher liegen aber die Verhältnisse bei *Camponotus*, indem ja hier eine Menge der extraembryonalen Zellen vorn und hinten angesammelt werden und zwei polare Zellmassen bilden, die sich außerhalb des Embryos und der Dottermasse, aber innerhalb der späteren Serosa befinden. Die beiden polaren Zellhaufen besitzen somit die Möglichkeit, sich in einer zweiten Hülle um den Embryo und die Dottermasse zu vereinigen.

Zuletzt gelangen auch mehrere der extraembryonalen Zellen bei *Camponotus* innerhalb des Embryonalkörpers, um hier größtenteils einen epithelialen Zellverband um das Mitteldarmepithel zu bilden.

Unter der Voraussetzung, daß diejenige Zellpartie, die in einem gewissen Stadium bei *Peripatus novae-britanniae* die trophische Blase und bei den Poduriden »the micropyl« bildet, dem extraembryonalen Blastoderm der Pterygoten entspricht, müssen wohl die »Organe«, die von der betreffenden Zellpartie stammen, einander auch in gewissem Sinne entsprechen.

Bei *Peripatus* wird die Zellpartie als ein Nahrungsorgan ausgebildet und daher in ihrem Bau für diesen Zweck spezialisiert, während die Zellen desselben bei den Poduriden sich schon sehr frühzeitig in die Länge strecken und wahrscheinlich als ein Anheftungsapparat mit der unter der Eischale befindlichen Membran in Verbindung treten.

Bei den Pterygoten wird für gewöhnlich ebenfalls das extraembryonale Blastoderm in der Bildung eines Organs, der Serosa, aufgebraucht, wenn auch bei einigen derselben gewisse Partien für andre Aufgaben in Anspruch genommen werden, wie z. B. bei *Xiphidium*, während bei Ameisen solche Partien einfach eliminiert werden, ohne am Aufbau des Embryonalkörpers definitiv teilzunehmen.

In späteren Embryonalstadien wird bekanntlich die trophische Blase, »the micropyl« und allgemein bei den eine Umrollung besitzenden Pterygoten die Serosa von den emporwachsenden Körperrändern des Embryos als Dorsalorgan zusammengepackt, um zuletzt nach innen zu gelangen und zugrunde zu gehen.

Dieses übereinstimmende Schicksal des Dorsalorgans spricht wohl

auch außer der immer dorsalen Lage der das betreffende Organ liefernden Zellpartie, für eine Homologie zwischen den Organen.

Es scheint mir somit wahrscheinlich, daß das extraembryonale Blastoderm bei *Peripatus*, trophic vesicle, dem extraembryonalen Blastoderm der Insekten entspricht, obschon es bei *Peripatus* als ein trophisches Organ verwendet wird.

Verschiedene Stufen einer ähnlichen Anpassung sind ja bei amerikanischen und afrikanischen *Peripatus*-Arten bekannt, Kennel (85), Sedgwick (87).

Bei den afrikanischen Species hat Sedgwick darauf aufmerksam gemacht, daß bei *P. capensis* das dorsale Ectoderm des Embryos eine Verdickung aufweist, die als »ectodermal hump« bezeichnet ist.

Über die Bedeutung der betreffenden Verdickung sagt Sedgwick folgendes: "In short, I am inclined to think that this surface ectoderm . . . has a nutritive function, absorbing the fluid in which the embryo lies, and it seems to me conceivable that the placenta described by Kennel in the Trinidad species may be a more specialised organ of the same matter" (l. c. 472).

Die von Kennel bei *P. edwardsii* erwähnte Placenta wird ebenfalls von der dorsalen Ectodermpartie durch Zellwucherung gebildet und ist somit vielleicht mit der trophischen Blase von *C. novae-britanniae* und der »ectodermal hump« von *P. capensis* nicht nur analog, sondern auch homolog.

Die hier besprochenen *Peripatus*-Arten besitzen alle wenig dotterreiche Eier, die einer totalen Furchung unterliegen. Es wäre nun von Interesse, wenn sich durch spätere Untersuchungen ergeben sollte, daß auch bei denjenigen *Peripatus*-Arten, die dotterreiche Eier mit superficieller Furchung besitzen, ebenfalls sich eine dorsale Ectodermpartie als Dorsalorgan eliminiert, da ja dadurch die Ähnlichkeit mit den Crustaceen, Myriopoden und Insekten in dieser Hinsicht noch mehr erhöht wird.

Zuletzt ist auch an die Verhältnisse der Anneliden zu erinnern, indem hier das Blastoderm nicht in embryonales und extraembryonales differenziert wird und gänzlich im Aufbau des Embryos eine Verwendung findet. Ventral werden die Keimblätter, Ento- und Mesoderm, gebildet, während die oberflächliche Zellschicht, das Ectoderm, definitiv auch den Rücken des Embryos bildet.

Wenn wir nun die jetzigen Anneliden zu den Vorfahren der Arthropoden in dem Sinne rechnen, daß sie die ursprünglichen Annelidencharaktere beibehalten haben, finden wir somit, daß die Blastulawand,

Blastoderm, definitiv und gänzlich zur Körperwand wird, nachdem sich ventral die beiden andern Keimblätter ausgebildet haben.

Schon unter den Crustaceen und Onychophoren tritt aber eine Differenzierung des Blastoderms in ein embryonales und ein extraembryonales ein. Das letztere wird bei den Crustaceen als Dorsalorgan eliminiert, ohne daß der Zellverband desselben vorher physiologisch bedeutungsvoll ist. Wenigstens ist das extraembryonale Blastoderm hier in keiner Weise spezialisiert.

Dies trifft aber für diejenigen Onychophoren zu, die dotterarme Eier besitzen, indem hier ein Nahrungsorgan zum Vorschein kommt, das jedoch verschieden stark entwickelt ist und wenigstens sicher bei *P. novae-britanniae* zuletzt zugrunde geht.

Zwar wissen wir noch nicht, ob bei allen Onychophoren das betreffende Organ aus einer dem extraembryonalen Blastoderm der Crustaceen, Myriopoden und Insekten entsprechenden Blastodermpartie stammt, obschon mehrere oben erwähnte Verhältnisse für eine solche Annahme sprechen können.

Wie sich die Onychophoren mit dotterreichen Eiern in dieser Hinsicht verhalten, wissen wir nicht, sondern es müssen noch neue Untersuchungen abgewartet werden.

Bei den Myriopoden begegnen wir allem Anschein nach denselben Verhältnissen wie bei den Crustaceen, obschon es nicht unwahrscheinlich ist, daß hier zum erstenmal auch eine Differenzierung des embryonalen Blastoderms, Keimscheibe, zustande kommt, wodurch dieselbe eine Randzone erhält, deren Zellen nach dem Verschwinden des extraembryonalen Blastoderms, Dorsalorgans, allein einen provisorischen Rückenverschluß bewirken, um zuletzt durch die emporwachsenden Körperränder ersetzt zu werden. Letzteres kommt ja im Prinzip bei den Apterygoten, Thysanuren, sicher vor und ist wohl von den Ameisen und vielleicht auch von den Musciden sekundär erworben.

Unter den Versuchen, die Phylogenie der Embryonalhüllen, des Amnions, zu erklären ist wohl derjenige Wills am bekanntesten. Nach der Hypothese Wills soll das Amnion der Insekten aus der Hinterpartie der Myriopodenkeimscheibe hervorgehen, wodurch wir auch eine Erklärung für die geringere Segmentzahl der Insekten erhalten.

Will begründet seine Hypothese auf der Ähnlichkeit zwischen der starken ventralen Einknickung der Myriopoden- und Libelluliden-keimstreifen, während der Unterschied zwischen denselben darin liegen soll, daß bei den Myriopoden die ganze, bei den Libelluliden nur die

vordere Partie des Keimstreifens den eigentlichen Embryonalkörper bildet.

Gegen die Hypothese WILLS können nun einige Verhältnisse bei den Insekten herangezogen werden, die vielleicht nicht ohne weiteres zu übersehen sind.

Wir finden bei den Apterygoten, Thysanuren, die sehr wahrscheinlich den Myriopoden näher stehen als den Pterygoten, daß eine Einknickung im Sinne der Myriopoden vermißt wird, da die bei *Lepisma* und *Machilis* beobachtete Krümmung nur eine sogenannte Caudalkrümmung repräsentiert[1].

Die letztere findet ebenfalls in einem Stadium statt, wo schon längst das sogenannte Proamnion sich über die Eioberfläche eine Strecke weit ausgedehnt hat, und das Proamnion entspricht völlig der Randpartie des Pterygotenkeimstreifens, die in der Bildung des Amnions verbraucht wird.

Bei den Isoptera, die ja den niedersten der Pterygoten angehören, sind wohl ursprüngliche Verhältnisse betreffs der Amnionbildung zu erwarten. Wir finden auch hier nur eine Amnionfalte, die ja durch Einstülpung der Hinterpartie der Keimscheibe hervorgerufen wird.

Die betreffende Partie sollte nun nach WILL dem Hinterende der Myriopodenkeimscheibe entsprechen und das Amnion liefern.

Es ist nun aber zu bemerken, daß sowohl bei den Isoptera wie auch bei den Libelluliden die Hinterpartie der Keimscheibe keineswegs nach vorn klappt, um mit den Rändern der Vorderpartie verlötet zu werden, sondern es dehnt sich die Einstülpung immer nach vorn über die Ränder der Vorderpartie aus und wird zuletzt ringförmig, wie dies natürlich auch betreffs der Falte der Fall ist, da dieselbe eben durch die fortschreitende Einstülpung hervorgerufen wird.

Das Amnion der betreffenden Pterygoten ist somit von Zellen aufgebaut, die von der Randzone der Keimscheibe stammen, wenn auch die weitaus größere Zahl von der Hinterpartie derselben geliefert wird.

Wenn wir uns der Hypothese WILLS anschließen, müssen wir wohl nur die Hinterpartie des Amnions als eine dem Hinterkörper des Myriopodenkeimstreifens entsprechende Bildung betrachten, während die Vorderpartie einen Neuerwerb der Pterygoten repräsentiert.

Die Zellen der betreffenden Vorderpartie des Amnions müssen wohl aber ebenfalls in der Myriopodenkeimscheibe ein Homologon

[1] Einer Caudalkrümmung begegnen wir ja bei manchen Pterygoten, wenn schon das Amnion fertig gestellt ist.

finden, wobei natürlich nur die Randzellen der Vorderpartie der Keimscheibe in Betracht kommen können.

Wenn diese Vermutung richtig ist, kann somit das Amnion der Pterygoten nicht nur mit der Hinterpartie, sondern auch mit der Randzone des Myriopodenkeimstreifens homolog sein, was wohl aber nicht mit der Hypothese Wills im Einklang steht.

Vielleicht läßt sich indessen eine Herleitung des Insektenamnions von der Myriopodenkeimscheibe verteidigen, wenn wir annehmen, daß die ganze Randzone derselben mit derjenigen der Insekten(Pterygoten)-keimscheibe homolog ist. Zwar finden wir dadurch keine Erklärung, warum die Segmentzahl der Pterygoten sehr viel kleiner ist als bei den Myriopoden. Es ist jedoch zu bemerken, daß bei den Pterygoten die Segmentzahl bei den niedrig stehenden Isoptera, am größten ist, um bei den höheren kleiner zu werden, ohne daß wir jedoch Spuren der verlorenen Segmente beobachten können.

Eine Reduktion der Segmentzahl der eventuellen Myriopodenvorfahren der Insekten kann daher sehr wohl, z. B. durch Verschmelzung verschiedener Segmente, bewirkt werden, ähnlich wie wir es noch bei den heutigen Pterygoten für einige der Abdominalsegmente embryonal observieren.

Wenn wir somit von der Hypothese Wills Abstand nehmen, ohne jedoch eine Entstehung des Amnions von der entsprechenden Randzone des Myriopodenkeimstreifens als ausgeschlossen zu betrachten, bleibt uns noch übrig zu besprechen, in welcher Weise die betreffende Randzone zur Bildung einer Embryonalhülle gekommen ist.

Der Bildungsmodus des Amnions ist ja schon vorher bekannt und bedarf daher hier keiner Erwähnung. Es handelt sich dabei jedenfalls um eine stärkere oder schwächere Versenkung der Keimscheibe in den Dotter, die vielleicht »im Interesse einer besseren und ausgiebigeren Ernährung des Embryos« zustande kommt, wie es Heymons für *Lepisma* angenommen hat. Eine solche Erklärung für die Entstehung der Embryonalhüllen der Insecta pterygota scheint mir aber nicht recht wahrscheinlich, da wir bei den letzteren alle Übergänge zwischen einem sogenannten invaginierten und überwachsenen Keimstreifen beobachten können.

So wird z. B. bei den Libelluliden die Keimscheibe nahezu ganz in der Mitte der Dottermasse invaginiert, während anderseits bei den Isoptera die Invagination eine andre Richtung nimmt, so daß der Embryo über den Hinterpol des Eies schlägt und eine superficielle Lage erhält.

Übrigens ist bei den Apterygoten zu bemerken, daß nur bei *Lepisma* die Entstehung des mit dem Amnion der Pterygoten homologen Proamnions (»Amnion«, HEYMONS) durch eine Einsenkung des Embryos zustande kommt, während dies aber, wie schon HEYMONS hervorgehoben hat, bei *Machilis* nicht der Fall ist, indem hier die Randzone des Embryos sich einfach über die Dotteroberfläche ausdehnt, um das Proamnion zu bilden.

Die spätere Versenkung des *Machilis*-embryos in den Dotter hat somit mit der Proamnionbildung nichts zu tun, sondern stellt unzweideutig nur die erste Phase eines Umrollungsprozesses dar, der in den folgenden Stadien klar zum Ausdruck kommt.

Vielleicht repräsentiert die Versenkung des *Lepisma*-Embryos in den Dotter ebenfalls eine beginnende Umrollung; wenigstens ist die Ähnlichkeit in diesem Stadium mit dem *Machilis*-Embryo sehr bemerkenswert (vgl. S. 76).

Am plausibelsten scheint mir die von RYDER (86) und WHEELER (93) vertretene Auffassung, daß die Entstehung der Embryonalhüllen in mechanischen Kräften zu suchen ist.

Speziell WHEELER glaubt annehmen zu können, daß die Keimscheibe beim Längenwachstum von Chorion, Membrana vitellina und dem extraembryonalen Blastoderm gehindert und dadurch zur Einstülpung gezwungen wird. Die Einstülpung sollte dann durch die Absorption des Dotters unterhalb der Keimscheibe erleichtert werden.

Wenn wir uns natürlich nicht bestimmt für die Auffassung WHEELERS aussprechen können, ist es jedenfalls von Interesse, daß sowohl bei niederen als bei höheren Pterygoten die Amnionfalte immer caudal erscheint, wo ja das Längenwachstum anfangs am stärksten und somit der Widerstand am größten ist.

Ich brauche hier nur an die Verhältnisse bei den Termiten zu erinnern, wo das Kopfende bis zur Umrollung eine nahezu fixierte Lage einnimmt, während das Schwanzende bis zum vorderen Eipol wächst.

Die weitere Ausdehnung der Schwanzamnionfalte nach vorn wäre dann vielleicht durch das Breitenwachstum der Keimscheibe bedingt, wodurch die Randpartien derselben im Anschluß an die Schwanzeinstülpung invaginiert werden.

c. Über die Krümmungen der Embryonen nebst dem Umrollungsprozeß.

Die Krümmungen der Embryonen von verschiedenen Altersstadien geben für *Eutermes* und *Formica* ohne weiteres aus den schema-

tischen Darstellungen (Schema I u. II, S. 72 u. 74) hervor. *Chrysomela* bietet in dieser Hinsicht wenig von Interesse.

Am frühesten tritt bei *Eutermes* die sogenannte Dorsalkrümmung auf, Schema I, Fig. *F*, indem das Hinterende bei dem Längenwachstum des Embryos sich über den Hinterpol der Dottermasse auf die Dorsalseite des Eies schlägt, und dann zuletzt den vorderen Dotterpol erreicht (Schema I, Fig. *H*).

Im nächsten Stadium macht sich die von Knower (1900) als »caudal flexure« bezeichnete ventrale Einkrümmung bemerkbar, indem der Schwanzteil des Embryos in den Dotter sinkt und zahlreiche Dotterkugeln hier zwischen Embryo und Serosa gelangen.

Der Schwanzteil des Embryos wird somit in diesem Stadium immers, während die übrigen Partien desselben immer eine superfizielle Lage beibehalten.

Über die Caudalkrümmung der Termiten sagt schon Knower folgendes: "This caudal flexure is a very characteristic phenomenon. It occurs in many insects and is much like that of the Libellulid. I cannot explain it. It certainly appears to take place here (as in the Libellulid), without being necessitated by any combination of mechanical forces that can be stated« (l. c. 531).

Tatsächlich stimmen die Bildung der Keimscheibe und die Krümmungen der Embryonen bei den Termiten und Libelluliden prinzipiell überein. Der Unterschied liegt nur darin, daß bei den Libelluliden der Embryo nahezu ganz in den Dotter versenkt wird, indem bei der Invagination das blinde Ende der Keimscheibe immer tiefer in den Dotter hineindringt.

Dies ist auch für die Termiten der Fall, aber nur in früheren Stadien (Schema I, Fig. *C*); später schlägt sich die hier sehr früh als Embryo zu bezeichnende Keimscheibe über den Hinterpol des Dotters, ohne somit in den Dotter hineinzutauchen.

Sowohl bei Termiten, als bei Libelluliden wird also der Keimstreifen durch Invagination gebildet und die später folgenden Krümmungen der Embryonen sind einander prinzipiell völlig gleich.

Über die Bedeutung der oben erwähnten Caudalkrümmung können wir ja nur Vermutungen aussprechen, da wir betreffs dieser Frage keine sicheren Anhaltspunkte besitzen. Mit Recht hat aber Knower darauf aufmerksam gemacht, daß die Caudalkrümmung nicht dadurch hervorgerufen werden kann, daß das Hinterende des wachsenden Embryos gegen das Chorion stößt, indem sowohl bei Termiten als bei

Libelluliden die Krümmung noch früher erscheint, als das Hinterende des Embryos das Vorderende des Eies erreicht hat.

Übrigens lehren uns die Untersuchungen HEYMONS (95) über *Periplaneta*, daß die Lage des Embryos im Ei einer großen Variation unterliegt, wobei zuweilen der Embryo eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Termitenembryo gewinnt. Für gewöhnlich ist derselbe über den Hinterpol der Dottermasse dorsalwärts geschlagen und besitzt hinten die charakteristische Caudalkrümmung. »Sehr häufig bewegt sich auch das Vorderende zum hinteren Eipol und der Keimstreifen gelangt damit ganz an die Dorsalseite des Eies« (l. c. 23), was im Prinzip an die Verhältnisse bei *Forficula* erinnert.

»Von Interesse ist weiter, daß . . . das Hinterende des Abdomens sich gar nicht selten in den Dotter einbohrt«, wodurch das Embryo in derselben Weise wie bei den Termiten orientiert erscheint.

»Ja, in einzelnen Fällen war zu beobachten, daß der Keimstreifen sich beinahe völlig in den Dotter eingesenkt hatte. Nur der Kopf war bei diesen Embryonen an der Oberfläche verblieben, während der ganze übrige Körper sich inmitten der Dottermasse befand« (l. c. 24). Ganz dasselbe Bild liefern uns ja Embryonen von Libelluliden und erinnert nach HEYMONS an das normale Versinken des Keimstreifens in den Dotter bei den Grillen.

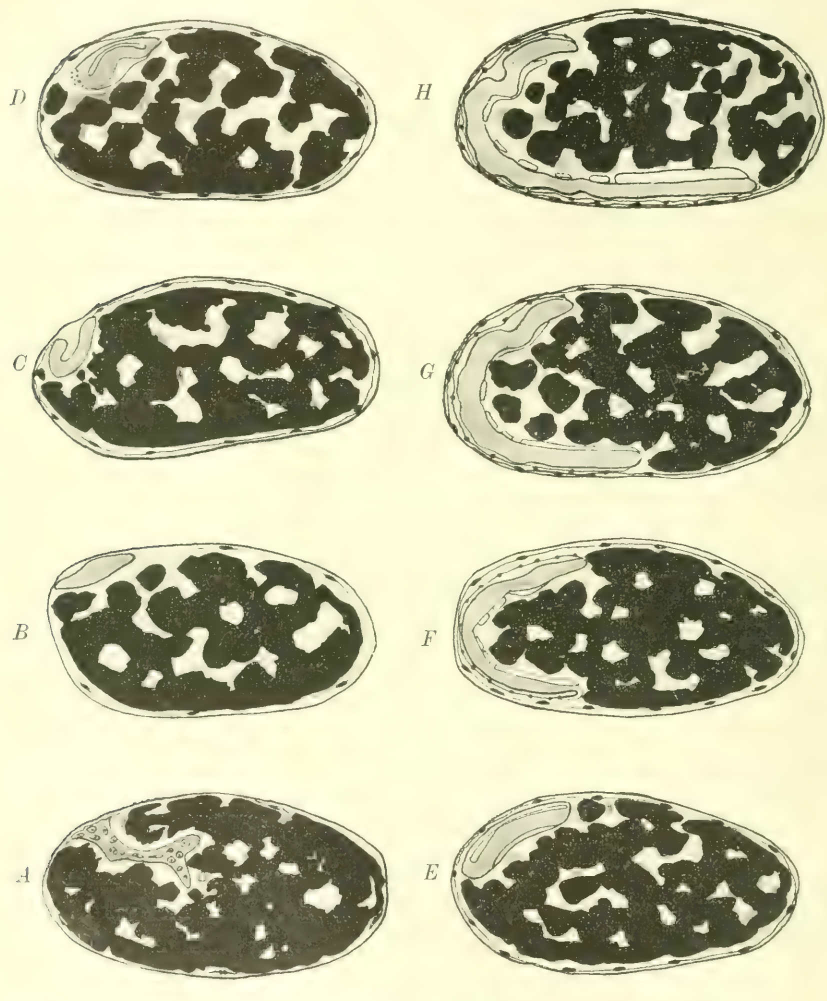
Auch bei den Coleopteren, *Chrysomela*, finden wir eine ähnliche Lagenvariation des Embryos wieder, indem das Hinterende bald eine beinahe superfizielle, bald eine tief in den Dotter versenkte Lage einnimmt.

Diese Variationen machen es nicht unwahrscheinlich, daß die verschiedenen Krümmungen der Embryonen nur in einem verschieden starken Längenzuwachs ihren Grund haben, also nicht phylogenetisch bedeutungsvoll sind. Dies ist wohl sicher für die Dorsalkrümmung der Fall und kann vielleicht auch für die Caudalkrümmung gelten, die dann durch ein lebhafteres Wachstum an der mit Mesoderm bekleideten Dorsalseite hervorgerufen sein würde, indem hier die Bildung der Cölomsäckchen verspätet ist und erst etwa im Stadium der Caudalkrümmung beginnt.

Eine phylogenetische Bedeutung der Caudalkrümmung ist somit fraglich, ebenso eine eventuelle Vermutung, daß die betreffende Krümmung im Interesse einer ausgiebigeren Nahrung zustande gekommen ist, indem dieselbe ja auch bei den in den Dotter nahezu völlig eingesenkten Libellulidenembryonen auftritt.

Nach dem Erscheinen der Caudalkrümmung ist der Termiten-

embryo teils superfiziell, teils immers; wenn aber die Umrollung des Embryos beginnt, zieht sich der immerse Schwanzteil aus dem Dotter und der Embryo gelangt zuletzt ganz an die Ventralseite des Eies, wo er definitiv eine superfizielle Lage einnimmt.

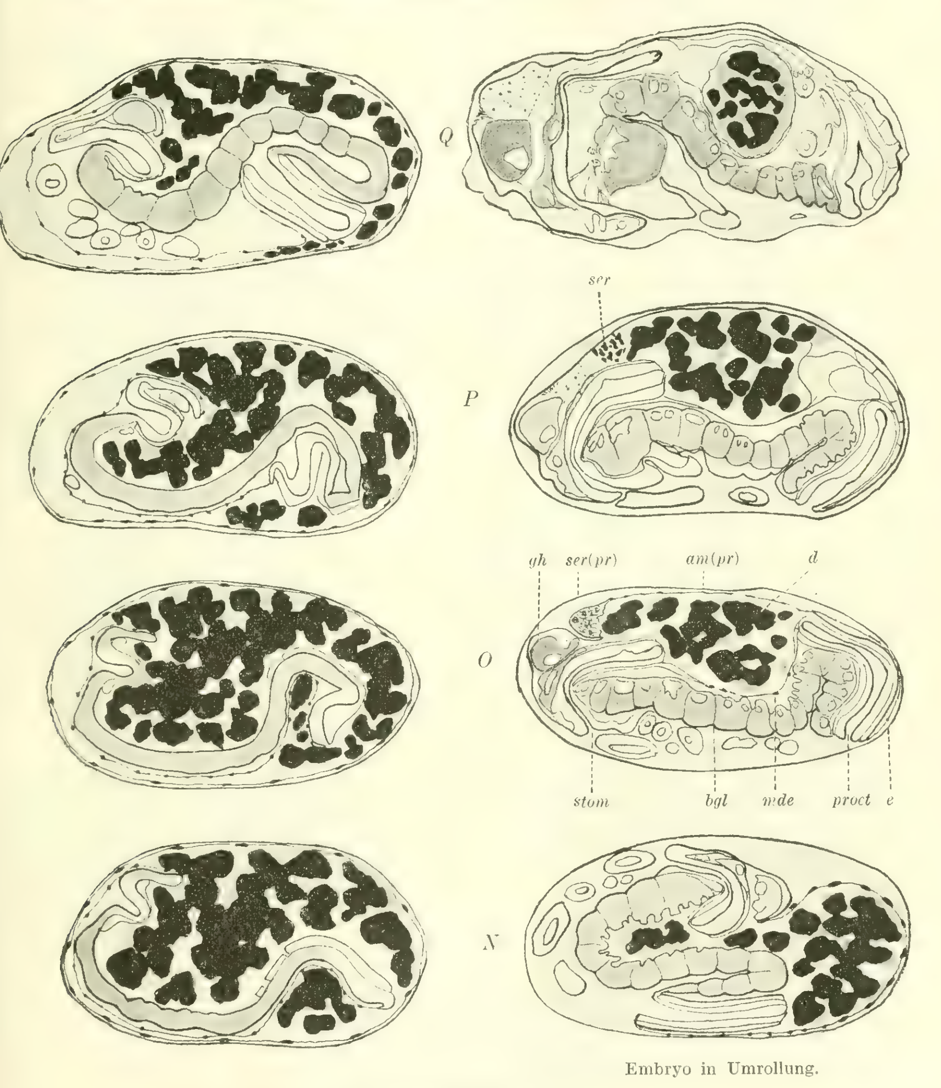


Schema I, *A—H*.

Die Caudalkrümmung wird während der Umrollung beibehalten und geht erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen zugrunde, indem sich hinten die Bauchganglienkette in die Länge streckt. Gleichzeitig erscheint vorn zwischen dem Subösophagealganglion und den

nach hinten liegenden Ganglien des Bauchmarkes eine starke ventrale Einknickung, wodurch die definitive Lage der Körperteile zustande kommt.

Eine ähnliche Einknickung findet auch an derselben Stelle bei

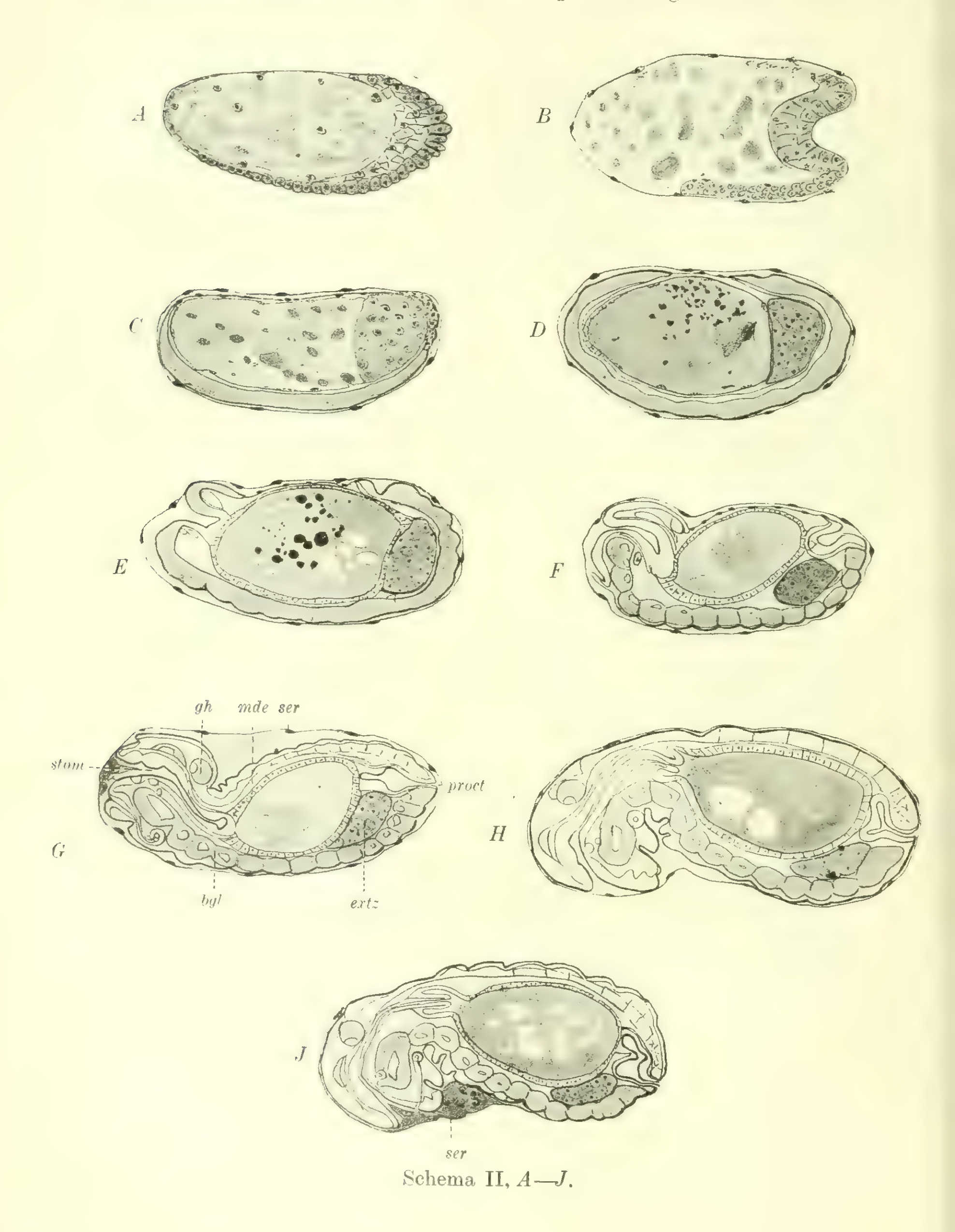


Embryo in Umrollung.

Schema I, $J-Q$.

den Ameisenembryonen statt. Dagegen wird eine ventrale Caudalkrümmung vermißt, während anderseits Dorsalkrümmungen sowohl

vorn als hinten auftreten. Offenbar handelt es sich bei den Ameisen nur um Wachstumskrümmungen, die derart gebildet werden, daß der kleine superficielle Embryo nach vorn und hinten in die Länge wächst und sich dabei dorsal über die beiden Eipole schlägt; denn bei andern



Schema II, *A—J*.

Hymenopteren, wie *Chalicodoma*, befindet sich der Embryo wegen der relativen Kürze immer nur an der Ventralseite des langgestreckten Eies, ohne somit Krümmungen zu bilden.

Übrigens ist zu bemerken, daß die vordere Dorsalkrümmung bei den Ameisen in einer etwas andern Weise als bei den Termiten zum Ausdruck kommt, indem der Embryo bei den ersteren von der Ventralseite, bei den letzteren von der Dorsalseite aus über den Vorderpol des Eies schlägt.

Es bleibt uns noch übrig, den Prozeß der Umrollung etwas näher zu behandeln. Eine Umrollung kommt bekanntlich nicht allen Insektenembryonen zu, sondern wird bei denjenigen vermißt, wo der Embryo von Anfang an an der Ventralseite des Eies gelegen ist und mit dem Vorder- und Hinterende gegen die entsprechenden Pole des Eies stößt.

Befinden sich dagegen die Embryonen an der Dorsalseite des Eies mit dem Vorderende gegen den Hinterpol, dann ist diese Lage nur provisorischer Natur und führt früher oder später zu einer Drehung um die Querachse des Eies, was als Umrollung oder Blastokinese bezeichnet worden ist.

Es ist aber klar, daß wir als Umrollung nicht nur deutliche und starke, sondern auch kaum bemerkbare und kleine Lagenveränderungen des Embryos bezeichnen können, die dasselbe in die definitive Lage bringen.

So z. B. ist bei den Coleopteren das Kopfende des Embryos in der Nähe des vorderen Eipols gelegen und braucht daher sich nur eine kleine Strecke nach vorn zu bewegen, um die definitive Lage zu erreichen. Gleichzeitig zieht sich der Schwanzteil aus dem Dotter und nimmt dabei eine superficielle Lage an, ohne jedoch ganz an die Ventralseite des Eies zu rücken. Dies trifft erst später zu und steht mit einer Verkürzung des Embryos im Zusammenhang, wobei das Kopfende die frühere Lage am Vorderpol für gewöhnlich beibehält. Die definitive Lage des Embryos wird somit hier sowohl durch eine, wenn auch geringe Umrollung als durch eine spätere Verkürzung des Embryos erreicht, die zuweilen das Vorder- und Hinterende des Embryos, zumal etwas hinten und vorn von den entsprechenden Eipolen, führen kann.

Bei den Hymenopteren und Dipteren wird zuletzt eine Umrollung vermißt und der Embryo nimmt bekanntlich nur durch eine Verkürzung seine definitive Lage ein, indem das Kopfende sich von Anfang an ventral am Vorderpol befindet.

Eine typische Umrollung kommt aber nicht nur unter den Pterygoten, sondern auch unter den Apterygoten vor. So z. B. ist eine Umrollung bei *Lepisma* von HEYMONS (97) beschrieben und wird bei diesem Apterygoten dadurch eingeleitet, daß der in die Tiefe gesenkte Embryo eine oberflächliche Lage gewinnt und dann an den Vorderpol des Eies gelangt, während gleichzeitig die provisorische Rückenhülle zusammengepreßt wird, um zuletzt zu grunde zu gehen.

Dagegen wird allem Anschein nach eine ähnliche Umrollung bei *Machilis*, HEYMONS (05), vermißt oder kommt wenigstens nicht deutlich zum Vorschein.

Wenn wir aber die Arbeit HEYMONS' über *Machilis* näher studieren, scheint es mir nicht ganz ausgeschlossen, daß wir auch bei *Machilis* Lageveränderungen erklicken können, die im Prinzip eine Umrollung repräsentieren; ich meine hier das starke Einsinken des *Machilis*-Embryos in den Dotter, der dabei nahezu in zwei Hälften zerlegt wird.

Die Einsenkung ist nämlich unzweideutig mit einer Bewegung des Embryos verbunden, wodurch derselbe nicht direkt gegen das Centrum des Eies gelangt, sondern sich auch nach vorn bewegt und sich zuletzt von der Seite in die Querachse des Eies einstellt; vgl. HEYMONS (05), Fig. 1—4.

Die Einsenkung des Embryos wird somit bei *Machilis* vielleicht durch einen Umrollungsprozeß hervorgerufen, der in Fig. 2, HEYMONS (05), beginnt und in Fig. 4 sein Ende findet.

Zwischen diesen Stadien muß wohl der Embryo vorübergehend eine oberflächliche Lage einnehmen, um dann in der letzten Phase der Umrollung sich wieder in den Dotter einzusenken.

Wenn diese Vermutungen richtig sind, ist es nicht ausgeschlossen, daß auch bei *Lepisma* das Versenken des Embryos in den Dotter die erste Phase einer Umrollung repräsentiert, und daß eben ein Umrollungsprozeß den Anlaß zur Entstehung der Embryonalhüllenfalten und Embryonalhüllen gegeben hat.

Abteilung IV.

a. Eigne Untersuchungen über die Bildung der Keimblätter der Insekten.

Schon in einer vorigen Abteilung meiner Arbeit habe ich die Ansicht ausgesprochen, daß wir in der Bildung des Blastoderms die Entstehung einer Blastula zu betrachten haben. Es wird dadurch das

erste Keimblatt, das Ectoderm, gebildet, während die Dottermasse nebst eventuellen Kernen nicht als Ectoderm, sondern nur als ein Nahrungsmaterial (Abortivmaterial) angesehen werden muß.

Nach Beendigung der Blastodermbildung wird die Blastula in eine Gastrula umgewandelt. Die Vorgänge, die zu einer Gastrulation führen, bestehen hauptsächlich in der Bildung des sogenannten unteren Blattes, das von der Medianpartie der Keimscheibe seinen Ursprung nimmt.

Meiner Auffassung gemäß müssen wir das untere Blatt als ein undifferenziertes Entoderm betrachten, das später in definitives Entoderm und Mesoderm differenziert wird.

Erst nach der Differenzierung des unteren Blattes finden wir somit die drei Keimblätter der Insekten, Ecto-, Meso- und Entoderm, wieder.

Ich habe unten die Bezeichnung unteres Blatt statt undifferenziertes Entoderm beibehalten, um damit auszudrücken, daß das undifferenzierte Entoderm eine gemeinsame noch undifferenzierte Anlage des definitiven Entoderms und Mesoderms repräsentiert.

Von dem embryonalen Blastoderm, Keimscheibe, können nicht nur das untere Blatt, sondern auch einzelne Zellen abgelöst werden, die auch als entodermale anzusehen sind. Sie nehmen teils an der Bildung des Mitteldarmepithels einen Anteil oder gehen zugrunde.

Die Entwicklung des unteren Blattes.

1. *Eutermes.*

Die Entwicklung des unteren Blattes der Termiten ist schon von Knower (1900) studiert.

Darüber sagt Knower folgendes: "During this period, at irregular points in the embryonic area, lateral as well as median, some of the cells are pushed below the surface by the concentration of the blastoderm. Other cells are separated toward the under surface of the ectoderm by tangential divisions of its nuclei, at various scattered points" (l. c. 520).

Ich kann dieser Auffassung über die Entstehung des unteren Blattes, Mesoderms, Knower, nicht ganz beitreten, indem ich keine Zellteilungen im Sinne Knowers habe beobachten können. Meiner Ansicht nach werden die Zellen des unteren Blattes nur dadurch differenziert, daß sie von der Oberfläche nach innen gedrängt werden.

An Sagittalschnitten studiert, stellt das untere Blatt eine keil-

förmige Bildung dar, die in den Dotter hineinragt und von KNOWER als »mesodermal plug« bezeichnet worden ist.

Von den Zellen der keilförmigen Bildung sind diejenigen, die dem Dotter am nächsten liegen, hier und da mit tangentiell orientierten länglichen Kernen versehen und stellen wohl die ersten Entodermzellen dar.

Ob die Differenzierung erst nach der Bildung des unteren Blattes einsetzt oder schon früher begonnen hat, habe ich nicht entscheiden können. Im letzteren Fall sollten die ersten von der Keimscheibe einwandernden Elemente Entodermzellen sein.

Sicher ist aber, daß im Stadium Fig. *D*, Schema I, das untere Blatt in zwei verschiedene Zellschichten differenziert ist (Fig. 25). Die innere ist als definitives Entoderm zu bezeichnen und unterscheidet sich durch ihre tangentiell orientierten, hell gefärbten Zellkerne von der nach außen befindlichen Zellschicht, die mit rundlichen, dunklen Zellkernen versehen ist. Die letzte Schicht stellt das Mesoderm der Keimscheibe dar. Die Keimscheibe ist somit von nun an deutlich in drei verschiedene Keimblätter differenziert; von außen nach innen Ecto-, Meso- und Entoderm.



Fig. 25.

Die Zellen des definitiven Entoderms sind hier wie in den folgenden Stadien der Embryonalentwicklung bis zur Umrollung des Embryos spärlich vertreten[1]. Kernspindeln habe ich sehr selten und nur in frühen Stadien beobachten können. Allem Anschein nach vermehren sich die betreffenden Entodermzellen in älteren Stadien nur direkt oder gar nicht.

Nach innen von dem Entoderm finden sich im Dotter mehrere große Dotterkerne, die speziell zahlreich in der Nähe der Keimscheibe vorkommen und von teilweise aufgelösten Dotterkugeln umgeben sind.

Das letztere Verhalten deutet darauf hin, daß die betreffenden Dotterkerne als Vitellophagen wirksam sind, um der Keimscheibe die nötige Nahrung zu liefern.

[1] Die Entodermzellen sind hinten im Embryo etwas zahlreicher vorhanden.

2. *Formica.*

Wie ich schon im Kapitel über die Verwendung des extraembryonalen Blastoderms beschrieben habe, wird die dritte und vierte Zone des Blastoderms bei *Formica* nach innen gestülpt, um innerhalb des Embryos zugrunde zu gehen. In demselben Stadium, wo die Einstülpung der betreffenden Zonen stattfindet, bemerkt man an Totalpräparaten ventral vor der Einstülpung, daß die Medianpartie der Keimscheibe einen dunklen Streifen repräsentiert, der mit breiterer Basis sich nach vorn verschmälert. In dieser Weise wird die Keimscheibe in drei Längsfelder geteilt.

Querschnitte durch die Keimscheibe in dem betreffenden Stadium lehren erstens, daß die vorher sehr langgestreckten Zellen der Keimscheibe mehr kubisch geworden sind, zweitens, daß das Medianfeld mehrschichtig ist und sich dadurch scharf von den beiden einschichtigen Lateralfeldern unterscheidet (Fig. 21, *ub*).

Von den Lateralfeldern der Keimscheibe machen sich einzelne Zellen los und werden nach innen geschoben, ohne jedoch in die Dottermasse einzudringen. Sie liegen also zwischen der Keimscheibe und der Dotteroberfläche und sind durch ihre sehr großen, scharf tingierten Zellkerne ausgezeichnet.

In der Peripherie des Dotters finden sich mehrere Dotterkerne, die oft deutlich durch Plasmastränge miteinander verbunden sind und speziell im Vorderteil des Eies vorkommen. Die Kerne sind oft blasenförmig aufgetrieben und zerbröckelt, wodurch sie von den Kernen der oben erwähnten Zellen wohl geschieden sind.

In einem etwas späteren Stadium, wenn die Einstülpung am Hinterpol des Eies nahezu beendigt ist, wird auch das Medianfeld der Keimscheibe nach innen gesenkt.

Die medianen Ränder der Lateralfelder treten dann an Totalpräparaten als zwei längsverlaufende Wülste hervor, die einander nahezu parallel sind und das Medianfeld zwischen sich fassen.

Jetzt macht sich eine Einwanderung von Zellen auch von dem Medianfeld bemerkbar. Diese letzteren Zellen scheinen gleich von Anfang an, oder wenigstens sehr früh, miteinander in Verbindung zu treten, wodurch ein epithelialer Zellverband gebildet wird, der sich von dem Rest des Medianfeldes abhebt und sich mit den jetzt fertig gestellten lateralen vereinigt (Fig. 26 *a*, *b*, *c*).

In dieser Weise wird die Ventralfläche des Dotters von einem Plattenepithel bedeckt, dessen Kerne sich durch besondere Größe

auszeichnen und alle indirekten Teilungen eingebüßt haben. Ob sich die Kerne direkt teilen oder gar nicht, habe ich nicht bestimmt entscheiden können.

Doch glaube ich, daß direkte Teilungen nicht ausgeschlossen sind, da ich mehrmals biskuitförmige Kerne beobachtet habe, was ja auf eine direkte Teilung hindeutet.

Das betreffende Plattenepithel stellt das definitive Entoderm dar, da die Ränder desselben bald dorsal wachsen und in der dorsalen Medianlinie verlöten, um das Mitteldarmepithel zu bilden (vgl. Fig. 62).

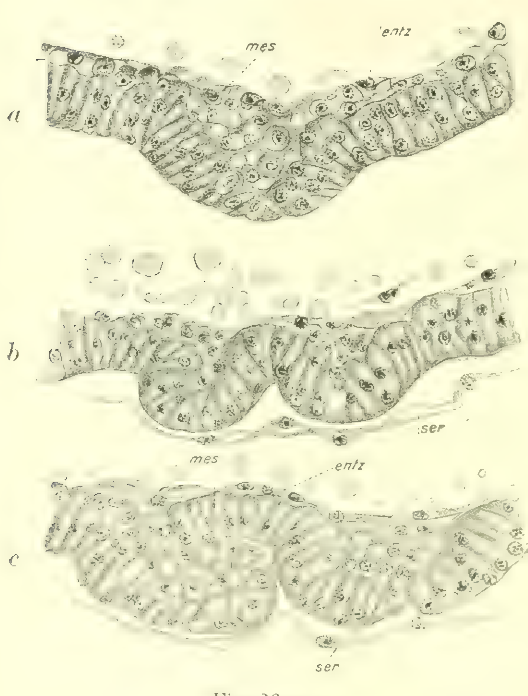


Fig. 26 *a—c*.

Nach innen von dem definitiven Entoderm befinden sich noch die degenerierenden Dotterkerne.

Noch ehe die oben erwähnten Vorgänge beendigt sind, nähern sich die beiden lateralen Wülste von vorn nach hinten, wobei das Medianfeld nach innen gestülpt wird. Das Lumen der Einstülpung stellt eine senkrechte, oben gegabelte Spalte dar, die aber stellenweise schwer zu entdecken ist und bald verloren geht (Fig. 26 *a*, *b*, *c*).

Genau genommen handelt es sich aber nicht um Wülste, sondern um dicke Falten, deren Außenblatt von den medianen Rändern der Lateralfelder, deren Innenblatt von den Rändern des Medianfeldes gebildet wird.

Die beiden Falten begegnen sich in der Medianlinie, wobei median ein ziemlich hoher und breiter Wulst hervorgerufen wird, der an Totalpräparaten als ein dunkler, scharf abgegrenzter Streifen hervortritt.

Derselbe wird in einigen Stadien bis zum Verlöten der beiden

Falten, deren Außen- und Innenblatt sich mit seinem Visavis vereinigt, beibehalten.

In dieser Weise wird das Medianfeld der Keimscheibe von den beiden Lateralfeldern derselben gesondert und ist ihrer späteren Verwendung gemäß als Mesoderm zu bezeichnen.

Die Differenzierung des unteren Blattes in Mesoderm und definitives Entoderm findet somit bei *Formica* sehr frühzeitig statt, indem schon während der Versenkung des Medianfeldes nach innen sich Zellen losmachen, die miteinander vereinigt werden und dann mit den schon früher von den Lateralfeldern losgemachten Entodermzellen in Verbindung treten.

Die beiden miteinander verlöteten Lateralfelder der Keimscheibe stellen zusammen das Ectoderm des Embryos dar. Wir finden somit von nun an die drei Keimblätter des Embryonalkörpers wieder.

3. *Camponotus.*

Die Vorgänge, die bei *Camponotus* zur Bildung der drei Keimblätter führen, stimmen prinzipiell mit denjenigen überein, die für *Formica* beschrieben worden sind.

Da aber die großen *Camponotus*-Eier sich sehr viel besser für Beobachtungen an Schnitten und Totalpräparaten eignen, soll hier auf die Einzelheiten etwas näher eingegangen werden.

Wie bei *Formica* wird die Bildung des unteren Blattes dadurch eingeleitet, daß sich die ungemein hohen Zellen der Keimscheibe beträchtlich verkürzen und zusammen zuletzt ein kubisches Epithel bilden. Die Verkürzung der Zellen scheint von der Medianlinie aus lateral zu schreiten.

Wenn wir etwa in diesem Stadium Totalpräparate von der Ventralfläche her studieren, finden wir im kubischen Epithel der Keimscheibe zwei anfangs ziemlich kurze Falten, die jederseits der Medianlinie eine Strecke weit nahezu parallel miteinander verlaufen (Fig. 13).

Querschnitte durch diese Eier lehren, daß die beiden Falten ein medianes Feld zwischen sich fassen, das anfangs im Niveau mit den Falten liegt und von denselben lateral etwas überragt wird.

Das mediane Feld nebst dem Innenblatt der Falten stellt die Anlage des unteren Blattes dar, während die Lateralfelder der Keimscheibe nebst dem Außenblatt der Falten die Anlage des Ectoderms repräsentieren.

Es ist hier hervorzuheben, daß, wie bei *Formica*, das Entoderm nicht nur aus dem unteren Blatt herausdifferenziert wird, sondern

daß Entodermzellen auch von den Lateralfeldern geliefert werden. Es scheint jedoch, als ob bei *Camponotus* die Entodermzellen etwa gleichzeitig sowohl lateral als median auftreten, um miteinander in einem Plattenepithel, dem Mitteldarmepithel, vereinigt zu werden.

Das Mitteldarmepithel zeichnet sich durch seine großen scharf tingierten Zellkerne aus, ist aber anfangs etwas schwierig zu erkennen, da es noch allein die Ventralfläche des Dotters bedeckt und nicht deutlich von dem Rest der Keimscheibe oder dem Dotter abgegrenzt ist.

Von der Ventralseite des Dotters dehnt sich das Mitteldarmepithel rasch nach oben und schließt sich in der dorsalen Medianlinie.

Nach innen von dem Mitteldarmepithel sind im Dotter speziell vorn und lateral die großen degenerierenden Dotterkerne oft massenhaft angehäuft und in körnigem Plasma eingebettet, das mit Eisenhämatoxylin sich bläulich färbt.

Nach dem Auftreten der beiden Falten an der Ventralfläche der Keimscheibe findet eine Zerklüftung der kernführenden Plasmaschicht an der Dorsalseite des Eies statt, wodurch die Blastodermbildung bei *Camponotus* beendigt wird. Die hier befindlichen Blastodermzellen sind alle kubisch gebaut, unterscheiden sich aber sogleich von den ebenfalls kubischen Zellen der Keimscheibe, durch die Größe der Zellen und der Kerne.

Wenn die beiden Falten der Keimscheibe erscheinen, wird die Keimscheibe allmählich schmäler, um dann wieder nicht nur in die Breite, sondern auch in die Länge zu wachsen zu beginnen. Es ist dabei zu bemerken, daß zuerst die Ränder der Keimscheibe sich allseitig ohne Faltenbildung von dem extraembryonalen Blastoderm losmachen und beim Wachstum nach innen von den Rändern desselben dicht an die Dotteroberfläche gedrückt hervorschieben (Fig. 14, 15).

Die Keimscheibe ist somit von nun an von dem extraembryonalen Blastoderm emanzipiert und mag daher als Embryo bezeichnet werden.

Beim Wachstum eilt das Vorderende des Embryos voraus und dehnt sich über den Vorderpol des Dotters aus, während sich die beiden Falten in demselben Maße nach vorn verlängern, ohne jedoch den Vorderrand des Embryos zu erreichen.

In dem Vorderteil des Embryos bemerkt man in diesem Stadium eine Anhäufung von Zellen, die an Totalpräparaten als ein dunkler Fleck des Medianfeldes hervortritt.

Sagittal- und Querschnitte lehren, daß hier von dem Medianfeld eine lebhafte Zellwucherung stattfindet, deren Zellen je nach der Lage verschieden gebaut sind. Die oberflächlichen Zellen sind mehr in die

Länge gestreckt, während die inneren rundlich gestaltet sind und locker aneinander gefügt liegen. Speziell trifft dies für die in der Nähe des Dotters befindlichen zu, die übrigens zahlreiche Vacuolen und hier und da schwarze Einschlüsse enthalten (Fig. 14 *b*, *mw*).

Die beiden Ventralfalten sind in der Gegend der Zellwucherung etwas höher als in den übrigen Teilen des Embryos und einander genähert. Letzteres deutet darauf hin, daß sie im Begriff sind mit einander zu verlöten. Dies trifft auch im folgenden Stadium zu. Die Verlötung der Falten beginnt somit, wie bei *Formica*, vorn und schreitet nach hinten fort. Beim Begegnen der Falten wird ebenfalls in der Medianlinie des Embryos ein Längswulst hervorgerufen, der jedoch bei *Camponotus* weniger scharf ausgeprägt ist.

Gleichzeitig mit dem Verlöten der Falten wird der Rest des unteren Blattes, d. h. das Mesoderm, von der oberflächlichen Zellschicht des Embryos, dem Ectoderm, losgemacht und tritt von nun an als eine selbständige Bildung auf.

Die Zellen des Mesoderms sind rundlich und die Kerne mit einem stark tingierten Nucleolus versehen. Wenn die Segmentierung beginnt, stellt das Mesoderm, wie es scheint, eine zweischichtige Zellplatte dar. Eine Ausnahme macht nur die oben erwähnte Wucherung, die immer mehrschichtig bleibt und allem Anschein nach in der Nähe der späteren Kiefersegmente gelegen ist.

4. *Chrysomela*.

Die Entwicklung des unteren Blattes bei den Coleopteren, speziell den Chrysomeliden, ist mehrmals, z. B. von HEIDER (89), WHEELER (89), CARRIÈRE (91), LÉCAILLON (98) und FRIEDERICHS (06) studiert worden. Im Prinzip kann ich für *Chrysomela hyperici* die Ergebnisse dieser Forscher nur bestätigen, obschon unsre Ansichten über den Wert des unteren Blattes weit voneinander differieren.

Kurz nach dem Auftreten der Keimscheibe, »Keimhügel« (HEIDER), stülpt sich die hintere Medianpartie derselben nach innen, wobei sich die cylinderförmigen Zellen radiär um das birnförmige Lumen ordnen.

Die Ränder der Einstülpung beginnen dann sich einander zu nähern, während die Einstülpung sich schnell vertieft und weiter nach vorn ausgedehnt wird. Es werden somit bei *Chrysomela* immer neue Zellen des Blastoderms mit in die Einstülpung eingezogen, während sich gleichzeitig die Keimscheibe ebenfalls nach vorn verbreitet, um zuletzt durch die Erscheinung der Hüllenfalten deutlich von dem extraembryonalen Blastoderm abgegrenzt zu werden.

An Totalpräparaten treten die Ränder des nach innen gesenkten Medianfeldes der Keimscheibe als zwei laterale Wülste hervor, die nach hinten etwas konvergierend verlaufen.

Studien an Querschnitten lehren, daß die Einstülpung des Medianfeldes hinten am tiefsten ausgebildet ist und daß hier ein reichliches Zellmaterial nach innen geschoben wird, während es sich vorn mehr



Fig. 27.

um eine muldenförmige Einsenkung des Medianfeldes mit relativ wenigen Zellen handelt. Demgemäß ist das Lumen der Einstülpung hinten in der Lotlinie gestreckt; vorn dagegen tritt dasselbe als eine horizontale Spalte hervor (Fig. 27, *ub*).

In einem etwas früheren Stadium hat sich die Hinterpartie der Keimscheibe in den Dotter hineingestülpt und wird ganz zur Bildung des Innenblattes der hinteren Hüllenfalte, Amnionfalte, verbraucht.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge am Hinterende der Keimscheibe können dann nur an Schnittserien studiert werden.

Wir finden hier, daß sich die Ränder der Einstülpung einander zum Verlöten genähert haben, und daß zuletzt das nach innen gestülpte Medianfeld der Keimscheibe sich von dem Rest der Keimscheibe von vorn nach hinten losmacht und das untere Blatt (undifferentiertes Entoderm) repräsentiert (Fig. 28*a*).

Die Vorgänge, die zur Bildung des unteren Blattes führen, sind etwa zur Zeit des Begegnens der Hüllenfalten beendigt.

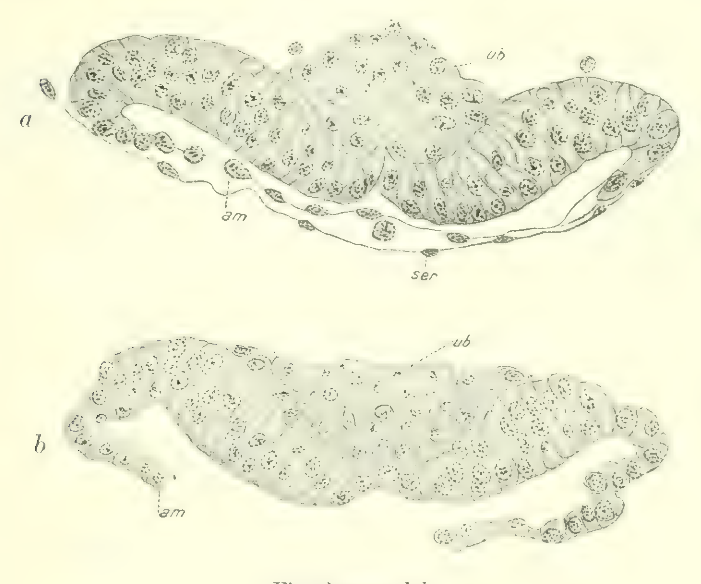


Fig. 28 *a* und *b*.

Die noch oberflächlich befindliche Zellschicht der Keimscheibe stellt dann das Ectoderm dar, während im unteren Blatt erst etwas später eine Differenzierung in Mesoderm und definitives Entoderm stattfindet.

Man bemerkt dann, daß das untere Blatt sich lateral verbreitet und dadurch eine zwei oder mehrschichtige Zellplatte nach innen von dem Ectoderm bildet.

Median finden sich aber den ganzen Embryo entlang Zellen, die durch Größe und vor allem durch hellere Farbe von den übrigen Zellen des unteren Blattes unterschieden sind (Fig. 28*b*).

Die medianen Zellen sind vorn in dem Embryo ziemlich spärlich

vorhanden, werden aber nach hinten immer zahlreicher, um zuletzt am Hinterende des Embryos eine große Anhäufung zu bilden.

Beim Entstehen des Proctodäums wird dieselbe sozusagen median zurückgehalten, während die medianen Zellen in den übrigen Partien des Embryos lateral geschoben werden, um hier dicht oberhalb der fertig gebildeten Ursegmente zu gelangen (Fig. 29, 30, *ent*).

In einem gewissen Stadium finden wir somit hinten im Embryo am blinden Ende des Proctodäums eine mediane Zellanhäufung, von der zwei laterale Zellstränge oberhalb der Ursegmente

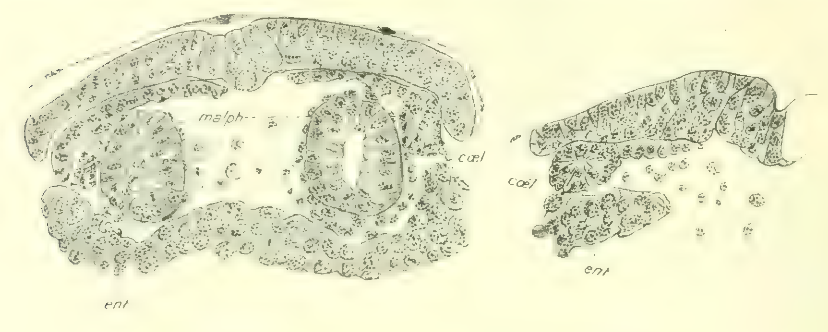


Fig. 29. Fig. 30.

nach vorn verlaufen. Die Zellanhäufung nebst den beiden Seitensträngen stellen das definitive Entoderm dar, das somit in diesem Stadium etwa hufeisenförmig gestaltet ist. Die weitere Ausbildung des definitiven Entoderms soll in der Abteilung über die Bildung des Mitteldarmepithels näher beschrieben werden.

b. Allgemeines über die Keimblätterbildung der Articulaten, insbesondere diejenige der Insekten.

Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß bei den von mir untersuchten Insekten die drei Keimblätter prinzipiell in derselben Weise gebildet werden.

Nach Beendigung der superficiellen Furchung ist das Ei in das Stadium der Blastula eingetreten, deren Wand somit als Ectoderm zu bezeichnen ist, während die im Innern befindliche Dottermasse nebst den zurückgelassenen Kernen nur ein Nahrungsmaterial (Abortivmaterial) repräsentiert.

Wenn wir das Insektenei nach der Blastodermbildung als eine Blastula betrachten, müssen wir selbstverständlich alle Zellen oder

Zellverbände, die von dem Blastoderm nach innen geraten, als undifferenzierte entodermale Bildungen erklären, die ihrerseits je nach der Verwendung in mesodermale oder definitive entodermale differenziert werden.

Die Zelleinwanderung von dem Blastoderm stellt somit eine Gastrulation dar.

Noch ehe die Gastrulation beginnt, tritt früher oder später eine Differenzierung des Blastoderms in ein embryonales und ein extraembryonales ein. Das erstere ist als Keimscheibe bezeichnet und liefert den größten Teil des undifferenzierten Entoderms, indem die Medianpartie derselben zur Bildung des sogenannten unteren Blattes verbraucht wird, das sich später in Mesoderm und definitives Entoderm differenziert.

Von der Keimscheibe können auch einzelne Zellen nach innen gedrängt werden, wie wir es bei den Ameisen kennen gelernt haben, daneben habe ich auch sicher beobachten können, daß auch einzelne Zellen von dem extraembryonalen Blastoderm abgelöst werden (*Chrysomela*).

Die Gastrulation besteht somit hauptsächlich in der Entstehung des unteren Blattes, ist aber nicht streng lokalisiert, indem ja auch einzelne Zellen von dem embryonalen oder extraembryonalen Blastoderm abgelöst werden können.

Die lokalisierte Gastrulation findet entweder durch Immigration, wie bei *Eutermes*, oder durch Invagination, wie bei den Ameisen und *Chrysomela*, statt.

Ein prinzipieller Unterschied soll hiermit nicht gegeben sein, indem wohl, wie es vorher HEYMONS u. a. ausgesprochen haben, eine starke lokalisierte Immigration zu einer Invagination führt. Ich will auch nicht ganz in Abrede stellen, daß sich nicht an der Stelle der stärksten Immigration bei *Eutermes* eine grubenförmige Einsenkung vorübergehend bilden kann. Eine solche wäre dann wohl als ein kurzer Blastoporus aufzufassen, der uns bei den Ameisen und *Chrysomela* wohl entwickelt begegnet.

Unter den Coleopteren, Musciden, Rhynchoten u. a. wird das untere Blatt als ein Rohr mit weitem Lumen nach innen gesenkt, was bekanntlich schon von HAECKEL (77) als eine Gastrulation interpretiert wurde. Die invaginierte Partie der Keimscheibe sollte dann den Urdarm der Insekten repräsentieren, eine Ansicht, die die meisten Embryologen ohne Einwendung teilten.

Diese Auffassung HAECKELS ist wohl nur unter der Voraussetzung

richtig, daß der Urdarm nicht nur das Mesoderm, sondern auch das Mitteldarmepithel des Embryos liefert, dagegen nicht, wenn das Mitteldarmepithel z. B. von den Dotterzellen gebildet wird, die also als Entoderm angesehen werden müssen.

Tatsächlich glaubten immer die Insektenembryologen, die sich der Ansicht HAECKELS angeschlossen hatten, daß das Entoderm von den Dotterzellen repräsentiert würde, wodurch, wie schon die Gebrüder HERTWIG (81) richtig hervorgehoben haben, die Gastrulation nur Mesoderm liefern muß.

Dies läßt sich aber keineswegs mit dem Begriff der Gastrulation in Einklang bringen. Außerdem werden diejenigen Forscher, die der Ansicht HAECKELS beitreten und daneben die Dotterzellen als Entoderm betrachten, notwendig zu der Annahme geführt, daß den Insekten zwei Gastrulationen zukommen, die auch von WILL (88) angenommen und beschrieben wurden[1].

Ich kann ebensowenig wie HEYMONS (95) für diese Auffassung eine Stütze finden, indem ich ja die »Dotterzellen« nur als ein Abortivmaterial, und die invaginierte Partie der Keimscheibe als ein (undifferenziertes) Entoderm betrachte.

In diesem Sinne kann ich mich unbedingt der alten Auffassung HAECKELS anschließen, daß die Invagination eine Gastrulation repräsentiert und daß vielleicht die invaginierte Partie des (embryonalen) Blastoderms den Urdarm der Insekten bildet. Denn wir können nicht entscheiden, ob die Invagination, die ja manchen Insekteneiern die Ähnlichkeit mit der Urdarmbildung andrer Tiere verleiht, primärer oder sekundärer Natur ist.

Meiner Ansicht nach ist die Invagination wahrscheinlich eine sekundäre Erscheinung. Denn eben diejenigen Insekten, bei denen die Invagination am stärksten ausgeprägt ist, gehören den höheren Insektenordnungen an, Coleoptera, Rhynchota, Diptera, während die niedersten derselben, Isoptera, Apterygota, statt einer Invagination eine Immigration besitzen.

Zwar liegt wohl nichts Bedenkliches in der Annahme, daß die zuerst erwähnten Insektenordnungen die Invagination als einen primären Gastrulationsmodus beibehalten haben können, um sich in übrigen Beziehungen sekundär zu verändern. Es ist aber hervorzuheben, daß wir nicht nur unter den Insekten im allgemeinen, sondern auch

[1] Die erste Gastrulation findet durch die Blastodermbildung statt, die einerseits das Ektoderm (Blastoderm), anderseits das Entoderm (die im Dotter zurückgelassenen »Zellen«) liefert.

in derselben Insektenordnung, z. B. bei den Coleoptera und Orthoptera, alle Übergänge zwischen Immigration und Invagination beobachten können. Dies kann sogar auch für ein und dasselbe Insekt zutreffen.

Ich glaube daher, wie schon oben ausgesprochen wurde, daß die Invagination der Insekten nur durch eine starke Immigration zum Ausdruck kommt und somit nicht mit dem Urdarm der übrigen Tiere verglichen werden darf.

Das primäre Verhalten finden wir somit allem Anschein nach z. B. unter den Apterygota und Isoptera wieder.

Im Laufe der Zeit wurde die alte Auffassung über die Bedeutung der »Dotterzellen« allmählich aufgegeben. Tatsächlich ist es auch in keinem Falle sicher nachgewiesen, daß die Dotterzellen das Mitteldarmepithel liefern und somit als Entoderm anzusehen sind. Damit kann natürlich auch nicht die Differenzierung der Dotterzellen als ein Gastrulationsprozeß betrachtet werden.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, glaube ich einerseits ausdrücken zu können, daß die Dotterzellen nebst der Dottermasse nicht zu dem einen oder dem andern Keimblatt zuzurechnen sind, sondern nur ein Abortivmaterial repräsentieren, während es anderseits niedere und höhere Insekten gibt, deren Eier nach der Blastodermbildung keine Dotter»zellen« besitzen, indem alle Furchungselemente an der Blastodermbildung teilnehmen.

In einer früheren Arbeit hat HEYMONS (95) auf die Möglichkeit hingewiesen, daß wir bei den Pterygoten »in dem Insektendotter bzw. in dessen zelligen Elementen auch wirklich die Überreste eines ehemaligen Darmes zu erblicken haben« (l. c. 126). Zur Stütze einer solchen Vermutung führt er die Myriopoden und Grillen an, indem bei den ersteren ZOGRAFF (82) und HEATHCOTE (86) ein Mitteldarmepithel von den Dotter»zellen« gefunden haben, während bei den letzteren die Dotterzellen zur Zeit des Ausschlüpfens sich in epithelialer Anordnung der Darmwand bzw. ihrer Muscularis anlegen« (l. c. 126).

Wie ich in der Abteilung über den Mitteldarm der Insekten näher ausführen werde, konnte er aber in einer späteren Arbeit über die *Scolopendra*-Entwicklung die Angaben ZOGRAFFS und HEATHCOTES nicht bestätigen. Auch bei den Apterygoten, wo er bei *Lepisma* (97) einen von Dotterzellen gebildeten Mitteldarm verteidigte, ist es klar, daß mit »Dotterzellen« nicht die im Dotter bei der Blastodermbildung zurückgelassenen Elemente gemeint sind, sondern Zellen, die dem

Blastoderm entstammen und somit keineswegs als »Dotterzellen« angesehen werden können.

Echte »Dotterzellen« werden übrigens nach UZEL (97) bei *Campodea* vermißt.

Ich glaube daher aussprechen zu können, daß bei den Insekten eine Bildung des Mitteldarmepithels von den »Dotterzellen« als ausgeschlossen betrachtet werden kann, wenn mit »Dotterzellen«, die bei der Blastodermbildung im Dotter zurückgebliebenen Furchungselemente gemeint sind.

Im Anschluß an die Funde HEYMONS' soll hier etwas näher auf seine Ansicht über die Keimblätter der Insekten eingegangen werden.

Bekanntlich ist HEYMONS der hervorragendste Vertreter einer Schule, die das Mitteldarmepithel der Pterygoten als ectodermal erklärt und dasselbe durch Wucherungen von dem Stomo- und Protcodäum entstehen läßt. Dieselbe Meinung wurde aber schon von GANIN (74) ausgesprochen und später von mehreren Forschern der Insektenembryologie geteilt.

Es ist klar, und darauf hat auch HEYMONS (95) aufmerksam gemacht, daß ein ectodermales Mitteldarmepithel nicht mit der Keimblätterlehre in Einklang zu bringen ist, sondern daß die pterygoten Insekten dadurch, vom Standpunkte der Keimblätterlehre gesehen, eine ganz isolierte Stellung im Verhältnis zu andern Tieren einnehmen, wo ja das Mitteldarmepithel von dem durch die Gastrulation entstandenen Entoderm geliefert wird.

Eine Gastrulation der Insekteneier wird dann natürlich auch von HEYMONS in Abrede gestellt, da ja das untere Blatt nicht das Mitteldarmepithel, sondern nur mesodermale Gebilde liefert. Und weiter: »Die bipolare Anlage des Mitteldarmes und sein Ursprung aus dem stomodäalen und proctodäalen Ectodermepithel ist jedenfalls ein Verhalten, welches mit keiner Gastrulatheorie mehr in Einklang zu bringen ist« (l. c. 125).

Wenn somit HEYMONS das Mitteldarmepithel für ectodermal und das untere Blatt für mesodermal erklärt, bleibt ihm noch die Frage übrig zu beantworten, »ob denn überhaupt während der Entwicklung der Insekten ein Bestandteil aufzufinden ist, welcher mit einem Entoderm verglichen werden kann« (l. c. 125).

Wie HEYMONS die Bedeutung der Dotterzellen zur Keimblätterlehre zu erklären versucht, habe ich schon oben erwähnt. Die Vermutung, daß sie eventuell das Entoderm der Insekteneier repräsentieren sollten, ist nicht durch seine späteren Untersuchungen über die

Embryonalentwicklung der Apterygoten (01) und Myriopoden (01) bestätigt worden[1].

Die Unhaltbarkeit der Ansicht, daß vielleicht die Dotterzellen das Entoderm der Pterygoten bilden, wird wohl zur Genüge durch das Verhalten dargelegt, daß es ja mehrere Insekten gibt, die alle Dotterzellen entbehren.

Wenn wir somit mit HEYMONS u. a. das Mitteldarmepithel als ectodermal betrachten, werden wir wohl notwendig zu der Annahme geführt, daß die Pterygoten ein Entoderm entbehren.

Nur wenige Jahre, nachdem GANIN (74) seine Auffassung ausgesprochen hatte, erschienen einige Arbeiten u. a. von GRASSI (84) und KOWALEWSKY (86), wo das Mitteldarmepithel von dem unteren Blatte hergeleitet wurde.

Nach den genannten Forschern stammt das Mitteldarmepithel von einer vorderen und hinteren Entodermanlage, die aus dem unteren Blatt differenziert werden.

Dasselbe kann also als Ento-Mesoderm bezeichnet werden, während die Entstehung desselben eine Gastrulation repräsentiert.

Es ist nun interessant zu folgen, in welcher Weise HEYMONS seine Auffassung mit derjenigen der oben genannten Forscher in Übereinstimmung zu bringen wußte.

Nachdem er die verschiedenen Arbeiten, die sich für eine Entstehung des Mitteldarmepithels aus dem unteren Blatte aussprechen, durchmustert hat, glaubt er nicht ohne Recht annehmen zu können,

1. »daß die Annahme einer Entstehung des Mitteldarmepithels aus dem unteren Blatt . . . in Wirklichkeit denn doch nur auf recht schwankenden und unsicheren Beobachtungen beruht,«

2. »daß das Epithel des Mitteldarmes von vornherein eine gewisse Beziehung zum Vorder- und Enddarm aufweist. Diese Beziehung äußert sich allerdings bisweilen nur darin, daß die Darmanlagen genau an der gleichen Stelle hervortreten, an der später auch Stomo- und Proctodäum erscheinen« (l. c. 116).

Auf Grund dieser Schlußfolgerungen hebt nun HEYMONS die Ansicht hervor, daß die vordere und hintere Mitteldarmanlage nicht entodermal sondern ectodermal sind und nur aus denjenigen Ectodermabschnitten hervorgehen, die später Vorder- und Hinterdarm bilden. Speziell findet er dabei in den Beobachtungen von CARRIÈRE (90) über *Chalico-*

[1] In seiner *Scolopendra*-Arbeit (01) gibt er sowohl für die Apterygoten als *Scolopendra* eine Mitteldarmbildung von Blastodermzellen an, die also nicht als »Dotterzellen« betrachtet werden können.

doma eine Stütze, indem hier zwar das Mesoderm und die Mitteldarmanlagen gleichzeitig von dem Blastoderm entstehen, doch aber räumlich voneinander getrennt sind. Die Bildung des Mitteldarmes von einem Ento-Mesoderm darf somit nach HEYMONS in Abrede gestellt werden und allen pterygoten Insekten ein ectodermales Mitteldarmepithel zukommen.

Die Insekten sollen sich somit nur aus einem Keimblatt, dem Ectoderm, entwickeln, indem die mit dem Entoderm andrer Arthropoden zu vergleichenden Dotterzellen frühzeitig zugrunde gehen, während den übrigen mehrzelligen Tieren zwei Keimblätter, Ecto- und Entoderm, zur Verfügung stehen. »Damit dürfte schon die Unzulänglichkeit der Keimblättertheorie zur Genüge sich dokumentieren« (l. c. 129).

Ich kann hier natürlich nichts gegen die Auffassung HEYMONS über die Haltbarkeit der Keimblätterlehre anführen, da er ja ein ectodermales Mitteldarmepithel beobachtet hat und somit, vom Standpunkte der Keimblätterlehre gesehen, ein Entoderm, wie es bei den übrigen Metazoen vorkommt, in Abrede stellen muß. Ebenfalls kann das untere Blatt nur als Mesoderm, die Entstehung desselben somit keineswegs als Gastrulation betrachtet werden.

Eine Gastrulation der Insekteneier ist aber nicht ausgeschlossen, wenn sich ergeben sollte, daß die Dotterzellen dem Entoderm der übrigen Metazoen morphologisch entsprechen.

HEYMONS hat ja auch auf diese Möglichkeit hingewiesen, hält aber zurzeit die morphologische Bedeutung der Dotterzellen wie HEIDER (89) und WHEELER (93) nicht für spruchreif, während andre Forscher sich positiver äußern. Am bedeutungsvollsten ist die Meinung GRABERS (89), die mit der meinigen gut übereinstimmt. Auch GRABER glaubt annehmen zu können, daß die Dotterzellen keinem Keimblatt angehören, sondern ein neues Differenzierungsprodukt repräsentieren, das vielleicht mit der stärkeren Entwicklung des Dotters im Zusammenhang steht.

Unten will ich ausführlicher die Auffassung HEYMONS' über die Keimblätterlehre und Mitteldarmbildung der Insekten besprechen. Ich glaube nämlich nicht ohne Recht annehmen zu können, daß HEYMONS eine allzu strenge Formulierung seiner Anischt anwandte, wenn er das Mitteldarmepithel aller pterygoten Insekten für ectodermal erklärte. Zur Zeit hatte er selbst nur die Orthoptera und Dermaptera untersucht, und sich übrigens auf die Angaben andrer Insektenembryologen gestützt.

Bei den von mir untersuchten Repräsentanten verschiedener In-

sektenordnungen bin ich zu ganz andern Resultaten gekommen, die sich sehr gut mit der Keimblätterlehre in Einklang bringen lassen. Speziell hebe ich dies für die Isoptera hervor, die ja den Orthoptera nahe stehen, obschon sie in einigen Beziehungen sich noch ursprünglicher als diese verhalten.

Im übrigen will ich hier vorläufig bemerken, daß eben bei den Hymenopteren, wo HEYMONS für seine Auffassung durch die Untersuchungen von CARRIÈRE über *Chalicodoma* eine wesentliche Stütze fand, ich Resultate gewonnen habe, die sowohl CARRIÈRES als HEYMONS Interpretierung sehr zweifelhaft machen.

Die bisherigen Hymenopterenforscher stimmen darin überein, daß ein unteres Blatt durch Versenkung eines blastodermalen Medianfeldes zustande kommt. Während aber BÜTSCHLI (70) das innere Blatt nur als Mesoderm, die Dotterzellen als Entoderm betrachtet, läßt KOWALEWSKY (71) bei demselben Insekt, der Biene, das Entoderm aus den dorsalen Wänden der Ursegmente entstehen.

In den späteren Arbeiten von GRASSI (84), *Apis*, CARRIÈRE (90) und CARRIÈRE und BÜRGER (97), *Chalicodoma*, wird das Mitteldarmepithel der Hymenopteren zum ersten Mal von einer vorderen und hinteren Anlage hergeleitet, eine Auffassung, die von mehreren Forschern geteilt wurde.

Sowohl bei *Apis* als bei *Chalicodoma* entstehen im ventralen Blastoderm zwei Furchen, solchi, GRASSI, die zwischen sich ein medianes Feld fassen. Das mediane Feld wird nach innen gesenkt und stellt das Mesoderm dar, während vorn und hinten von demselben die beiden Mitteldarmanlagen durch eine Wucherung des Blastoderms, Ectoderms, entstehen sollen.

Die beiden Mitteldarmanlagen sind nach GRASSI als mesodermal zu betrachten, da sie in unmittelbarer Verbindung mit dem mesodermalen Medianfeld stehen, und sich später als entodermal erwiesen, indem sie von vorn und hinten über die Dottermasse wachsen, um zuletzt einander zu begegnen und das Mitteldarmepithel zu liefern.

Prinzipiell wird das Mitteldarmepithel bei *Chalicodoma* in derselben Weise gebildet, obschon hier die beiden Zellwucherungen scharf von dem mesodermalen Medianfeld abgegrenzt entstehen und sich dadurch von Anfang an als besondere Bildungen dokumentieren.

Die Bedeutung der Dotterzellen für die Keimblätterlehre ist von CARRIÈRE u. BÜRGER nicht ganz klar gelegt.

Physiologisch werden sie dagegen als Vitellophagen aufgefaßt,

und in diesem Sinne als ein primäres Entoderm erklärt, das später von dem sekundären Entoderm, dem Mitteldarmepithel, ersetzt wird.

Unter neueren Arbeiten über die Keimblätter der Insekten verdient auch die neuerdings von Hirschler (12) über die Aphiden erschienene eine Erwähnung.

Das Entoderm wird nach Hirschler durch eine zweiphasige Gastrulation gebildet.

Die erste Gastrulationsphase entspricht der von Heymons (01) als intravitelline Sonderung bezeichneten Differenzierung der Furchungskerne in zentrisch und mehr peripherisch liegende, von denen die ersteren im Dotter bleiben und das Dotterentoderm repräsentieren, während die andern die Eioberfläche erreichen, um hier das Blastoderm zu bilden.

Nach der Blastodermbildung stellt das Ei nach Hirschler eine Blastula dar, was aber nicht recht wohl mit der Ansicht Hirschlers übereinstimmt, da er ja schon die Vorgänge, die zur Blastodermbildung führen, als eine erste Gastrulationsphase betrachtet.

Wenn man mit Hirschler dies tut, muß die Blastodermbildung als eine Gastrulation aufgefaßt werden, die teilweise zur Differenzierung der beiden primären Keimblätter führt.

Wie ich schon mehrmals oben hervorgehoben habe, können wir in der Entstehung des Blastoderms nur die Bildung einer Blastula erblicken, was unzweideutig bei einigen Insekten zum Ausdruck kommt, wo nach der Blastodermbildung keine Kerne, »Zellen«, im Dotter zurückgelassen werden.

Auch die Aphiden sind allem Anschein nach in dieser Hinsicht besonders lehrreich, indem Hirschler glaubt annehmen zu können, »daß bei *Rhopalosiphum* nicht immer alle Kerne an die Peripherie gelangen, sondern daß auch hier, wie bei den meisten Insekten, Furchungsprodukte im Eiinnern zurückbleiben« (l. c. 399).

Wir sollten somit bei einigen Eiern ein Dotterentoderm erblicken können, während dasselbe bei andern vermißt wird.

Wir müssen somit, meiner Ansicht nach, die Dottermasse nebst eventuellen Kernen nach der Blastodermbildung nur als ein Nahrungsmaterial auffassen, das mit den Keimblättern nichts zu tun hat.

Durch die zweite Gastrulationsphase soll das »Keimentoderm« gebildet werden. Mit »Keimentoderm« wird dann das untere Blatt gemeint, von dem sowohl die vordere und hintere Mitteldarmanlage als das Material der Cölomsäckchen seinen Ursprung nimmt.

Es ist also klar, daß das »Keimentoderm« die gemeinsame Anlage

des Entoderms und Mesoderms enthält. Vielleicht wäre es daher besser statt Keimentoderm die alte Bezeichnung Ento-Mesoderm beizubehalten, oder noch mehr von einem unteren Blatt zu sprechen, um damit auszudrücken, daß wir hier ein undifferenziertes Zellmaterial vor uns haben, das später in die beiden inneren Keimblätter differenziert wird.

Ob wir von einem Keimentoderm, Ento-Mesoderm, oder vom unteren Blatt sprechen, so muß die Bildung desselben als eine Gastrulation aufgefaßt werden, wie es auch HIRSCHLER richtig getan hat.

Es ist aber hier hervorzuheben, daß diese Gastrulation meiner Auffassung nach keineswegs als eine Phase angesehen werden kann, da ich ein Dotterentoderm im Sinne HIRSCHLERS ganz in Abrede gestellt habe, d. h. da ich die intravitelline Sonderung nicht als eine erste Gastrulationsphase betrachte.

Ich meine somit, daß wir hier, wie bei den Insekten im allgemeinen, nur von einem Entoderm reden können, demjenigen nämlich, das dem Blastoderm entstammt und das untere Blatt bildet.

Zuletzt will ich auch darauf aufmerksam machen, daß es sich nicht recht wohl um zwei Phasen einer Gastrulation, Entodermbildung, handelt, wie es HIRSCHLER meint, indem die intravitelline Sonderung, erste Phase, sowohl zeitlich als räumlich von der Bildung des Keimentoderms, zweite Phase, geschieden ist.

Wir müssen dann viel mehr von zwei Gastrulationen reden, wenn wir uns auf den Standpunkt HIRSCHLERS stellen.

Es scheint mir, als ob HIRSCHLER von der Auffassung HEYMONS' über die Keimblätterbildung bei *Scolopendra* (01) beeinflußt wäre. Es ist daher berechtigt, wenn wir uns mit der letzten Arbeit über die Scolopenderentwicklung beschäftigen, um dann die verschiedenen Ansichten über die Keimblätterbildung der übrigen Arthropodenordnungen darzulegen, ehe ich die endgültigen Schlußfolgerungen vorzulegen wage.

Wenn wir somit die vorzügliche Arbeit HEYMONS' über die Entwicklungsgeschichte der Scolopender studieren, finden wir zunächst, daß HEYMONS hier eine Gastrulation angenommen hat. Denn es heißt (l. c. 23): »Die intravitelline und circumpolare Sonderung zusammen führen also bei *Scolopendra* zu einer endgültigen Trennung der entodermalen Bestandteile von den ectodermalen, sie bedingen die Differenzierung der beiden primären Keimblätter voneinander, und beide Vorgänge hat man also gemeinsam als Gastrulation aufzufassen.«

Die intravitelline Sonderung besteht darin, daß einige Furchungskerne, Intercalarzellen, an die Eioberfläche wandern, um hier das Blastoderm zu bilden, während andre im Centrum des Dotters bleiben.

Schon von der Blastodermbildung findet eine Zerklüftung des Dotters in Dotterpyramiden statt. Die letzteren sind jedoch im Centrum miteinander durch eine ungefurchte Partie des Dotters vereinigt, die die zurückgebliebenen Kerne enthält.

Wenn dann Heymons die nur partiell voneinander abgegrenzten Dotterpyramiden als Macromeren bezeichnet, betrachtet er auch die im Centrum gebliebenen Kerne als den Dotterpyramiden zugehörig, obschon er nicht hat zeigen können, daß wirklich jede Pyramide einen Kern besitzt.

Demgemäß können wir wohl auch nicht, wie es Heymons tut, die Dotterpyramiden als mit Dotter gefüllte große Furchungszellen betrachten, da nach Heymons die zugehörigen Zellkerne in der ungefurchten Dotterpartie liegen.

Zwischen den Dotterpyramiden steigen die sogenannten Intercalarzellen (Kerne!) an die Eioberfläche, grenzen sich nach innen gegen die Dottermasse und gegeneinander ab und stellen somit nicht länger Kerne, sondern Zellen, Blastodermzellen, dar.

Das Ei von *Scolopendra* besteht somit in diesem Stadium aus einer oberflächlichen Zellschicht, dem Blastoderm, die mehrere Dotterpyramiden von außen bedeckt. Die Pyramiden stehen miteinander central durch eine mehrkernige ungefurchte Dotterpartie in Verbindung.

Die Furchung ist somit, meiner Ansicht nach, wie bei den Insekten nur eine superficielle und erinnert sehr an diejenige vieler Crustaceen.

Die oberflächliche Zellschicht wird von Heymons als Ectoderm, die Macromeren, Dotterpyramiden, als Entoderm betrachtet. »Mit dem Auftreten der pyramidenförmigen Macromeren hat indessen die Keimblätterbildung noch nicht ihren Abschluß gefunden, indem die an die Oberfläche gelangenden kleinen Zellen oder Blastodermzellen . . . auch noch weiterhin Entodermelemente liefern. Letzteres geschieht durch den von mir als circumpolare Immigration bezeichneten Vorgang, der. bei der Keimstelle beginnend, namentlich an der vegetativen Hälfte des Eies sich abspielt« (l. c. 23).

Ich kann dieser Auffassung Heymons nicht ganz beitreten, da ich keineswegs den Dotter und die in demselben befindlichen Kerne als Entoderm betrachte. Wie schon oben ausgesprochen wurde, müssen wir ja dadurch zu der Ansicht kommen, daß einige Crustaceen, Onychophoren und Insekten ein Entoderm entbehren, diejenigen

nämlich, die eine totale Furchung besitzen, oder wo alle Furchungskerne die Oberfläche erreichen und an der Blastodermbildung teilnehmen.

In beiden Fällen befindet sich das Ei nach Beendigung der Furchung im Stadium der Blastula, deren Wand somit als Ectoderm bezeichnet werden muß, während ein Entoderm noch vermißt wird, da man ja weder eine Höhle noch eine Menge von Nahrungsmaterial als Entoderm ansprechen kann.

Die »intravitelline Sonderung«, Bildung des Blastoderms, führt somit, meiner Auffassung nach, zur Entstehung einer Blastula, die »circumpolare« zur Bildung einer Gastrula, die bei dem Scolopender durch Immigration namentlich an der vegetativen Eihälfte erfolgt.

Die Entodermentwicklung kann wohl als diffus bezeichnet werden, indem sie an keinen bestimmten Punkt der Ventralseite des Eies gebunden ist und größtenteils unabhängig vom Cumulus primitivus verläuft.

Daß auch eine Einwanderung von Entodermzellen von der Dorsalseite des Eies stattfindet, ist wohl unzweifelhaft, indem nach HEYMONS »die wenigen von der Dorsalseite abgelösten Zellen wohl vorzugsweise oder ausschließlich zu Mesenchymelementen zu werden scheinen« (l. c. 15).

Wenn die Beobachtungen HEYMONS' richtig sind, finden wir bei *Scolopendra* prinzipiell dieselben Verhältnisse wie bei den Ameisen wieder, da ja hier die Entodermzellbildung nicht, wie unter den übrigen pterygoten Insekten, zu einer ventralen Medianpartie der Keimscheibe lokalisiert ist, sondern vielleicht größtenteils von den Lateralpartien derselben vor sich geht, also diffus ist.

Von der Dorsalseite können keine Zellen nach innen geschoben werden, da es hier kein Blastoderm gibt, *Formica*.

Es ist klar, daß ein direkter Vergleich der Myriopoden- mit der Annelidenentwicklung früherer Stadien nicht zulässig ist, wenn man die Blastodermbildung als Bildung einer Blastula betrachtet.

Die Blastula der Myriopoden ist ja eine solide Bildung, indem das ganze Blastocöl von den Dotterpyramiden, entodermale »Macromeren«, HEYMONS, erfüllt wird.

Dasselbe ist auch unter mehreren Anneliden der Fall. Wir müssen aber bedenken, daß das Blastocöl hier nicht von einer Dottermasse, sondern von wirklichen Zellen, die dem Blastoderm, Ectoderm, angehören, verdrängt wird.

Der Grund hierzu ist wohl in dem Verhältnis zu suchen, daß die

vegetativen Zellen der Blastulawand mit Dotter gefüllt und daher sehr groß sind. Das Nahrungsmaterial ist somit bei den Anneliden intracellulär, bei den Myriopoden dagegen extracellulär[1].

Überdies gibt es unter den Anneliden alle Übergänge bis zu einer sehr großen Blastulahöhle.

Die großen Blastodermzellen der Annelidenblastula sind als Macromeren, die kleinen als Micromeren bezeichnet. Von der Oberfläche werden dann die Macromeren und einige der Micromeren nach innen gedrängt, um später das Mitteldarmepithel zu liefern. Sie sind demgemäß als Entoderm aufgefaßt, das durch eine Gastrulation durch Epibolie differenziert wird, und entsprechen nur ganz denjenigen Blastodermzellen, die bei den Myriopoden durch circumpolare Immigration nach innen gelangen, um ebenfalls das Mitteldarmepithel aufzubauen, während nach HEYMONS nicht nur die Macromeren, Dotterpyramiden, mit ihren centralen Dotterkernen zugrunde gehen, »sondern auch ein Teil der bei der circumpolaren Immigration entstehenden Zellen wandelt sich gleich anfangs zu später ebenfalls zerfallenden Dotterzellen um, und nur der noch übrige Rest der bei der in Rede stehenden Einwanderung ins Innere gelangenden Zellen liefert definitives Entoderm« (l. c. 25).

Ich glaube somit mit HEYMONS aussprechen zu können, daß sich im Prinzip die Furchung und Keimblätterbildung der Myriopoden, *Scolopendra*, ganz auf dieselben Prozesse der Anneliden zurückführen lassen. Dagegen kann ich gar nicht der Auffassung HEYMONS' beitreten, daß bei *Scolopendra* die Blastodermbildung als eine modifizierte Epibolie dotterreicher Macromeren durch dotterfreie Micromeren anzusehen ist.

Ebensowenig kann ich die Ansicht teilen, daß bei den Insekten das Umwachsen des Dotters durch das Blastoderm und die Einwanderung der Dotterzellen von dem letzteren zusammen einen Gastrulationsakt repräsentiert; als eine Gastrulation ist nur der letztere Prozeß zu bezeichnen, unter der Voraussetzung, daß die einwandernden Zellen auch das Mitteldarmepithel, das Entoderm, liefern.

Dies hat aber HEYMONS nur für die Apterygoten zeigen können, dagegen nicht für die Pterygoten, wo ja der betreffende Darmabschnitt von dem Stomo- und Proctodäum gebildet werden soll.

Daß diese letztgenannte Auffassung unhaltbar ist, habe ich wenig-

[1] Streng genommen ist ja auch bei den Myriopoden der Dotter intracellulär, indem die Dotterpyramide nebst der ungefurchten Zentralpartie und den Kernen als eine mehrkernige Zelle betrachtet werden kann.

stens bei den von mir untersuchten Insekten nachgewiesen, indem die von dem Blastoderm eindringenden Zellen oder Zellverbände, unteres Blatt, nicht nur das Mesoderm, sondern auch das definitive Entoderm liefern. Die Bildung des unteren Blattes kann also allein als Gastrulation betrachtet werden, mag dieselbe durch Immigration oder Invagination erfolgen, oder wie bei den Ameisen, eine Mittelstellung einnehmen.

Es liegt nichts Bedenkliches darin, daß die Gastrulation auch Mesodermzellen liefert, denn es hat schon HEYMONS (01) mit Recht darauf hingewiesen, daß die Gastrulationsvorgänge bei niederen Tieren immer mit einer gleichzeitigen Differenzierung von mesodermalen Elementen verbunden sind.

Bei den Anneliden sind bekanntlich nur zwei sogenannte Urmesodermzellen vorhanden, die später durch Teilungen das definitive Mesoderm bilden, während unter den übrigen Articulaten von Anfang an mehrere Mesodermzellen entstehen[1].

Bei *Peripatus novaezealandiae* ist die Furchung wie bei den Insekten superficiell und somit nicht mit einer primären Dotterzerklüftung verbunden. Wenigstens ist der von SHELDON (88) dargestellte Zerfall des Dotters nicht mit der Blastodermbildung in Zusammenhang zu stellen und kann also als sekundäre Zerklüftung bezeichnet werden, die jedoch hier frühzeitig einsetzt.

Wenn wir dann weiter der Darstellung SHELDONS folgen, sollen die ersten Furchungskerne an der Dorsalseite des Eies zuerst auftreten, um hier eine mehrschichtige Anhäufung, »polar area«, zu bilden.

Von hier aus breiten sich dann die Kerne über die Eioberfläche aus, um zuletzt ventral zu gelangen und hier eine Stelle der Eioberfläche offen zu lassen.

Vermutlich handelt es sich aber um Zellen und nicht um Kerne, da die Umwachsung des Dotters als Blastodermbildung aufgefaßt wird.

An den Rändern der offenen Stelle wuchern die Zellen nach innen und sollen hier allem Anschein nach die Keimblätter liefern. Die Öffnung wird als Blastoporus bezeichnet und der größte Teil der nach innen geratenen Zellen wahrscheinlich als Mesoderm aufgefaßt.

Die am meisten proximalen Zellen sollen jedoch das Entoderm repräsentieren, obschon das Entoderm auch von den Dotterkernen geliefert wird.

Obschon ich die Keimblätterbildung von *Peripatus* nicht als

[1] Eine Ausnahme machen vielleicht einige Crustaceen, die mehr an die Verhältnisse bei den Anneliden erinnern.

spruchreif ansehen kann, da die Beobachtungen über dieses Thema sehr mangelhaft und unklar sind, will ich hier nicht unterlassen, auf die möglichen Ähnlichkeiten mit der Myriopoden- und Insektenentwicklung, Termiten, aufmerksam zu machen.

Es scheint etwas wunderlich, daß die Furchungskerne bei *Peripatus* zuerst dorsal auftauchen sollten, um hier eine Kern(Zellen)-anhäufung zu bilden, da ja allgemein die ersten Vorgänge bei der Blastodermbildung sich an der Ventralseite des Eies oder gleichzeitig über verschiedene Hälften der Eioberfläche abspielen.

Meines Wissens wäre dies der einzige Fall unter Eiern, denen eine superficielle Zerklüftung zukommt.

Liegt nicht die Annahme sehr viel näher, daß in der Tat die »polar area« ventral gelegen ist, und daß von hier aus die Blastodermbildung über den Rest der Eioberfläche fortschreitet, indem immer neue Kerne von innen die Oberfläche erreichen und in Zellen umgewandelt werden?

Wenn diese Annahme sich als richtig erwiese, könnten wir ohne weiteres zum Vergleich die Myriopoden- und Termitenentwicklung verwenden und die »polar area« als Keimscheibe bezeichnen.

Von der Keimscheibe sind dann die weiteren Vorgänge ohne Schwierigkeit zu verfolgen.

Der Blastoporus wird durch eine Einstülpung der Medianpartie der Keimscheibe hervorgerufen, während der eingestülpte Teil derselben als unteres Blatt bezeichnet werden muß.

Es hat ja auch Sheldon allem Anschein nach die Auffassung vertreten, daß die oben erwähnte Wucherung der Zellen als eine Einstülpung hervortritt, und daß die Zellen derselben das Meso- und Entoderm des Embryos liefern.

Ob die Bezeichnung »Blastoporus« zu verteidigen ist, scheint mir etwas fraglich, indem wir hier wohl dieselben sekundären Verhältnisse wie bei den Pterygoten vor uns haben, wo eine starke Zellimmigration zur Einstülpung, Invagination, eines Zellverbandes führt.

Unter den afrikanischen *Peripatus*-Arten ist die Furchung des Eies nach Sedgwick (85) eine totale. In einem achtzelligen Stadium finden wir vier kleinere Zellen, die den animalen Pol und vier größere, die den vegetativen Pol repräsentieren und das Ecto- bzw. das Entoderm bilden.

Nach einiger Zeit wächst das Ectoderm über die großen Entodermzellen, was allem Anschein nach eine Gastrulation durch Epibolie darstellt, indem ja dadurch die Entodermzellen ohne Einstülpung in das Innere des Eies gelangen, und von den Ectodermzellen größten-

teils überdeckt werden. "The embryo . . . consists of a solid gastrula, the small uncovered spot of endoderm constituting the blastopore. A cavity next appears in the centre of the endoderm cells, so as to open to the exterior through the blastopore.

We have thus arrived at the stage of a typical gastrula formed of two layers of cells, which are continous with one another at the blastopore and enclose a central cavity" (l. c. 459).

Zur Unterstützung meiner oben ausgesprochenen Vermutung über den Wert der Zellwucherung können wir die amerikanischen *Peripatus*-Arten verwenden, Kennel (86—88).

Die Furchung ist ja hier total und liefert eine Anzahl von radiär angeordneten Zellen.

Die Zellmasse ist als Blastula zu bezeichnen, deren Lumen anfangs latent ist, später aber deutlich hervortritt.

Der Embryo nimmt dann eine birnförmige Gestalt an und ist schon vorher dorsal an dem Uterusepithel befestigt.

Von der Ventralseite findet jetzt eine Zellwucherung statt, deren Zellen nach innen gedrängt werden, ohne daß eine Einstülpung, »Blastoporus« zum Ausdruck kommt. Das immigrierte Zellmaterial liefert proximal das Entoderm, distal das Mesoderm und muß als unteres Blatt bezeichnet werden.

Der Embryo ist also in das Stadium der Gastrula eingetreten.

Im Prinzip finden wir somit dieselben Vorgänge in der früheren Embryonalentwicklung der beiden *Peripatus*-Arten wieder, und können mit Korschelt u. Heider (92) »die Stelle, wo die Einwucherung stattfindet, mit der Zellanhäufung am Blastoderm des neuseeländischen *Peripatus* vergleichen, an welcher (eventuell) der Invaginationsakt erfolgt . . .« (l. c. 684).

In neuerer Zeit sind einige Mitteilungen über die ersten Stadien der Embryonalentwicklung von *Eoperipatus weldoni*, Evans (02), erschienen, die sich mit meiner Auffassung über die Keimblätterbildung der Insekten und die Bedeutung der Dottermasse sehr gut in Einklang bringen lassen.

Von dem langgestreckten Blastoporus dringen mehrere Entodermelemente in die oberflächliche Dotterschicht hinein, was ja meiner Ansicht nach nichts anders als eine Gastrulation durch Immigration repräsentiert, da die Dottermasse sonst Zellkerne ganz entbehrt, d. h. die Bildung des Blastoderms kann nicht als eine Gastrulation betrachtet werden.

Die Entodermelemente verbreiten sich über die ganze Dotteroberfläche, um hier später das Mitteldarmepithel zu bilden.

Es treten aber auch einige der Entodermelemente in die mehr centralen Teile des Dotters ein und sollen hier eine Dotterzerklüftung bewirken.

Die Kerne der Dotterballen (-zellen) gehen jedoch, nach Evans, nicht zugrunde, sondern werden nach außen geschoben, um an der Bildung des Mitteldarmepithels teilzunehmen; hierin liegt ja nichts Bedenkliches, da sie immer von dem Blastoderm stammen und ihrer Verwendung gemäß als Entoderm betrachtet werden müssen.

Evans hat nicht die Bezeichnung Entodermzellen verwandt, sondern spricht nur von Kernen, die vom Blastoderm nach innen dringen, um entweder mehr superficiell oder central in den Dotter zu gelangen. Im ersteren Fall finden sie sich in der oberflächlichen Schicht des Dotters, die mit Korschelt u. Heider (10) als die syncytiale Anlage des Mitteldarmepithels bezeichnet werden kann.

Zur Frage über den morphologischen Wert der Dotterzellen ist die Furchung und Keimblätterbildung der Crustaceen besonders lehrreich, indem wir hier alle Übergänge zwischen einer totalen und einer superficiellen Furchung wiederfinden können.

Ohne auf die verschiedenen Furchungsmodi einzugehen, will ich nur darauf aufmerksam machen, daß bei einer totalen Furchung das ganze Nahrungsmaterial auf die verschiedenen Blastomeren verteilt wird. Die Auflösung des Dotters folgt also hier intracellulär.

Das Blastocöl wird bei der Gastrulation verdrängt, und der Raum von den invaginierten Blastoderm-, Entodermzellen, eingenommen. Von Dotter»zellen« kann also in diesem Fall nicht die Rede sein.

Bei dem zweiten Furchungstypus, dem superficiellen, wird, wie bei den Insekten im allgemeinen, nur die oberflächliche Plasmaschicht zerklüftet, während die Dottermasse ungefurcht bleibt und einige zurückgebliebene Furchungskerne enthält. Die letztere stellen die Dotter»zellen« dar und dienen physiologisch als Vitellophagen, während sie wohl morphologisch, wie ich für die Insekten angenommen habe, nur ein Abortivmaterial repräsentieren. Denn wenn man dieselben als Entoderm erklärt, sollten ja manche Crustaceen notwendig ein inneres Keimblatt entbehren.

Ein Blastocöl wird hier gänzlich vermißt, da dasselbe von der ungefurchten Dottermasse ausgefüllt ist.

Die letztere bringt sehr wahrscheinlich das Verhalten mit sich, daß eine deutliche Invaginationsgastrula nicht zu stande kommen kann. Die Gastrulation folgt durch Immigration, wobei bisweilen die Stelle der stärksten Einwanderung an der Keimscheibe durch eine Einsenkung ausgezeichnet ist.

In verschiedener Weise gelangen dann diejenigen Zellen, die zur Bildung des Mitteldarmepithels bestimmt sind, an die Oberfläche des Dotters.

Zuletzt müssen wir noch, einen Furchungstypus der Crustaceen in Betracht ziehen, wo die Furchung anfangs total ist, dann superficiell wird, indem die Kerne der großen Blastomeren nach außen an die Eioberfläche rücken und sich nach innen abgrenzen.

In dieser Weise wird ein Blastoderm gebildet, das die jetzt kernlosen Reste der Blastomeren, Dotterpyramiden, bedeckt. Das Blastocöl geht alsbald verloren, indem die Dotterpyramiden in eine Masse verschmelzen.

Die Gastrulation folgt prinzipiell wie bei dem vorigen Typus.

Der hier eben beschriebene dritte Furchungsmodus der Crustaceen ist von Interesse, da wir prinzipiell ähnliche Verhältnisse bei manchen Arachnoiden, wie auch bei den Collembolen, *Anurida*, CLAYPOLE (98), wiederfinden können.

Nach den Angaben mehrerer Forscher findet sich bei den Spinnen ein unteres Blatt, das durch Zellwucherung von dem sogenannten Cumulus primitivus entsteht, und die gemeinsame Anlage des Meso-Entoderms repräsentiert.

Andre Forscher, wie KISHINOUYE (90, 94) und KAUTZSCH (09, 10), leiten jedoch das Mitteldarmepithel von den Dotterzellen her.

Die Resultate, die betreffs der Furchung und Keimblätterbildung der oben besprochenen Articulaten, insbesondere der Insekten, gewonnen sind, fasse ich hier in folgende Hauptpunkte zusammen.

a. Ist die Dottermenge eine geringe, wird die Furchung total und nahezu äqual, wie bei mehreren Anneliden und Crustaceen. Der Nahrungsdotter wird gleichmäßig auf die Furchungszellen verteilt, die eine ansehnliche Höhle begrenzen.

Das gefurchte Ei muß in diesem Stadium als Blastula angesehen werden, die Höhle somit als Blastocöl; die Wand der Blastula als das erste Keimblatt, das Ectoderm.

Die Gastrulation erfolgt durch Invagination. Die invaginierte Partie des Blastoderms, Ectoderms, ist als Entoderm zu bezeichnen.

Gleichzeitig und in der unmittelbaren Nähe des inneren Keim-

blattes werden zwei oder mehrere Zellen aus dem Blastoderm nach innen gedrängt, um hier das mittlere Keimblatt, das Mesoderm, zu bilden.

b. Die Furchung ist fortwährend total aber stark inäqual, indem die Zellen des vegetativen Eipols eine größere Dottermenge aufgenommen haben, als die des animalen Pols. Einen solchen Furchungstypus finden wir unter den Anneliden und Crustaceen wieder. Die Furchungshöhle ist nur wenig entwickelt oder kommt gar nicht zum Ausdruck.

Die Gastrulation wird durch Epibolie bewirkt, wodurch die großen Zellen des vegetativen Pols, die Macromeren, nebst einigen kleineren Zellen, die Micromeren, in der nächsten Umgebung der ersten nach innen gedrängt und von den Zellen des Blastodermrests überwachsen werden.

c. Die Zerklüftung des Eies ist partiell und superficiell, indem nur die an der Oberfläche befindliche Plasmaschicht mit eingebetteten Kernen in Zellen zerlegt wird[1]. Von einer Furchung des Dotters können wir somit hier nicht reden, indem die Kerne nicht imstande sind die ansehnliche Nahrungsmenge zu bewältigen[2].

Der betreffende Furchungstypus ist vor allem für die Insekten, manche Crustaceen und, wie ich glaube, auch für einige der Onychophoren und Myriopoden charakteristisch.

Die Zerlegung des Dotters in Pyramiden unter den Myriopoden, *Scolopendra*, stellt meiner Ansicht nach keine Furchung im eigentlichen Sinne dar, da ja tatsächlich die Dotterpyramiden im Centrum des Eies durch eine ungefurchte Dotterpartie miteinander in Verbindung stehen.

Die Zerklüftung des Dotters in rundliche Riesenzellen, die unter den Insekten nach der Blastodermbildung vorkommt, ist sekundärer Natur und hat nichts mit der Keimblätterbildung zu tun.

Nach Beendigung der Furchung ist somit das Ei in zwei Partien gesondert; oberflächlich findet sich das für gewöhnlich überall einschichtige Blastoderm, innerhalb desselben eine ganz oder nur teilweise ungefurchte Dottermasse, die für gewöhnlich mehrkernig ist und als ein Syncytium bezeichnet werden kann.

Das Blastocöl ist hier gänzlich von dem Dotter verdrängt, da ja dieser nicht intra-, sondern extracellulär gelegen ist (vgl. S. 98 Anm.).

[1] Bei den Ameisen findet sich auch eine superficielle Dotterzerklüftung, die schon vorher beschrieben worden ist.

[2] Eine totale Furchung, die zuletzt in eine superficielle übergeht, kommt ja unter den Crustaceen, Collembolen und Arachnoiden vor.

Die Gastrulation findet durch Immigration oder Invagination statt. Das letztere Verhalten ist ziemlich selten und mag wohl unter den Insekten sekundär erworben sein, da ja die Immigration den niedersten derselben zukommt.

Die Bedeutung der Dottermasse nebst den eingeschlossenen Kernen, »Dotterzellen«, für die Keimblätterlehre kann nur durch ein vergleichendes Studium über die Eifurchung der Insekten und niederer Articulaten entschieden werden.

Ich glaube, daß wir in der Dottermasse und deren Kernen keineswegs das Entoderm zu erblicken haben, sondern, daß das Entoderm in prinzipiell derselben Weise von dem Ectoderm, Blastoderm, herausdifferenziert wird.

Zur Stütze dieser Vermutung führe ich folgendes an:

a. Mehrere Forscher stimmen darin überein, daß unter den Insekten, z. B. *Gryllotalpa* und *Mantis*, alle Furchungskerne die Eioberfläche erreichen, und daß somit nach der Blastodermbildung die Dottermasse Kerne, »Dotterzellen«, gänzlich entbehrt[1]. Es ist ja klar, daß wir bei diesen Insekten eine bloße Nahrungsmasse nicht als ein Entoderm betrachten können. Wir werden fast mehr notwendig zu der Annahme geführt, daß die Blastodermbildung dieser Insekten als die Bildung einer Blastula anzusehen ist.

b. Wenn später vom Blastoderm einzelne Zellen abgelöst werden und in den Dotter gelangen, können ja diese nicht als »Dotterzellen« betrachtet werden, wie es manche Insektenembryologen tun, sondern sind je nach ihrer Verwendung als Entoderm- oder Mesodermzellen zu bezeichnen, oder als Paracyten (?), wenn sie zu Grunde gehen, ohne am Aufbau des Embryonalkörpers teilzunehmen.

c. Es hat sich auch tatsächlich gezeigt, daß bei den von mir untersuchten Insektenembryonen wie bei Myriopoden und andern niedrigeren Arthropoden, die nach innen vom Blastoderm gelangenden Zellen Material für den Mitteldarm liefern.

Wir müssen daher annehmen, daß das Stadium, wo diese Differenzierung zustande kommt, die Gastrulation des Eies repräsentiert. Die Dottermasse und die in derselben eventuell befindlichen Kerne können somit nicht als Entoderm betrachtet werden, zumal wenn wir uns derjenigen Arthropoden erinnern, die eine totale Zerklüftung des Eies besitzen. Bei diesen bildet sich ja kein Entoderm, wenn wir mit Ento-

[1] Dasselbe soll auch nach Uzel (97) bei dem Apterygoten *Campodea* der Fall sein.

derm die Dottermasse nebst eventuellen Kernen innerhalb des Blastoderms meinen sollten, während ihre nächsten Verwandten durch eine große »Entodermmasse« ausgezeichnet sind.

Abteilung V.

Entwicklung der ectodermalen Organsysteme.

1. Nervensystem.

a. Gehirn.

1. *Eutermes.*

Wie es unten für das Bauchmark beschrieben ist, wird die Bildung der Gehirnganglien dadurch eingeleitet, daß die Ectodermzellen jederseits der Medianlinie des Embryos nebst den Kernen in die Länge gestreckt werden und die letzteren gleichzeitig eine hellere Farbe als die der gewöhnlichen Ectodermzellen annehmen.

Indem sich die betreffenden Zellen somit vergrößern, bilden sich im Ectoderm der Kopfpartie drei Paar Verdickungen aus, die die Anlage der drei Cerebralganglien repräsentieren.

Das erste Paar ist morphologisch vor, das zweite lateral und das dritte hinter der Mundeinstülpung gelegen. Sie stehen miteinander in unmittelbarer Verbindung und gehen hinten in die Seitenstränge des Bauchmarkes über.

In dem ersten Paar tritt bald eine Differenzierung ein, indem sich jederseits vier Loben ausbilden, von denen die am meisten lateral gelegenen die Anlagen der Ganglia optica repräsentieren und als die ersten Loben zu bezeichnen sind. Die beiden median befindlichen stellen also die vierten dar (Fig. 31, *lob I—IV*).

Die Anlagen der Ganglia optica vergrößern sich in den folgenden Stadien rasch und lösen sich von der oberflächlichen Zellschicht durch Spaltung ab.

Die oberflächliche Zellschicht ist von den kleinen dunklen Hypodermiszellen aufgebaut und stellt die sogenannte Augenplatte dar, aus der sich später die eventuellen Facettenaugen entwickeln sollen, Viallanes (91), Heymons (95). Der Spaltraum zwischen dem Ganglion opticum und der Augenplatte tritt eine Zeit deutlich hervor, um dann wieder zu verschwinden (Fig. 31, *ap*, *aus*).

In dem Ganglion opticum differenzieren sich einige der langgestreckten Zellen und werden mit großen hellen Kernen versehen. Unzweideutig stellen sie Neuroblasten dar, obschon sie, wie auch von

Heymons (95) hervorgehoben worden ist, niemals Ganglienzellen abschnüren.

In den übrigen Loben werden etwa gleichzeitig an der Oberfläche derselben die Neuroblasten differenziert und beginnen Ganglienzellen abzuschnüren, wobei sie nur in dem medianen Lobus auch in die Tiefe versenkt werden, in den beiden übrigen dagegen die oberflächliche Lage beibehalten.

Schon früher bildet sich zwischen dem ersten und zweiten und dem zweiten und dritten Lobus jederseits eine keilförmige Zellmasse aus, die von kleinen dunklen Ectodermzellen aufgebaut ist (Fig. 31 *apoph*).

Die betreffende Zellmasse stellt unzweideutig undifferenzierte interlobuläre Ectodermpartien dar, die später bei der Bildung der dermatogenen Schicht mit derselben in unmittelbare Verbindung treten. Ähnliche Zellmassen sind auch von Heymons beobachtet worden

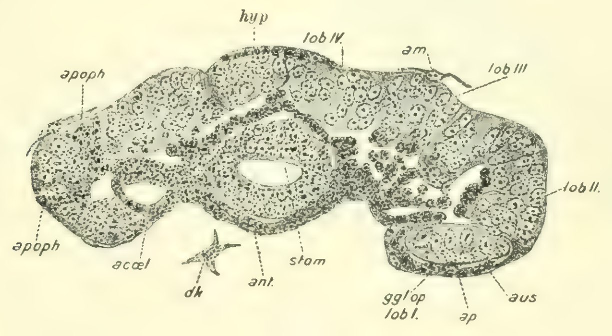


Fig. 31.

und sollen nach ihm durch ectodermale Einstülpungen entstehen, was ich jedoch für *Eutermes* nicht habe bestätigen können. Dieselben werden »interganglionale Verdickungen« genannt und entsprechen ganz den von Viallanes (91) und Wheeler (93) als »ectodermique interganglionnaire« bzw. »interganglionic thickening« bezeichneten Bildungen.

Nach Heymons sollen die interganglionalen Verdickungen sich von der Oberfläche ablösen und dem Ganglion opticum dicht anliegen. Im Innern weisen sie einen Hohlraum auf und sind von dunkleren Zellen umgeben. Ihre Bedeutung ist völlig unklar.

Die Angaben Heymons haben nur durch meine Untersuchungen an *Eutermes* im wesentlichen eine Bestätigung gefunden.

Wenn die Sonderung in eine dermatogene und neurogene Schicht der Loben stattgefunden hat, stellen die letzten zusammen das Protocerebrum dar.

Was die Bildung des zweiten und dritten Paares der Cerebralganglien, d. h. des Deuto- und Tritocerebrums betrifft, so folgt dieselbe ganz in der für die Bauchganglien beschriebenen Weise. Nur sind die beiden Ganglien des Deutocerebrums durch die Mundeinstülpung weit voneinander gedrängt (Fig. 32, *dtz*).

Im Stadium Fig. *M*, Schema I, bilden sich die Fasermassen aus, wodurch die Cerebralganglien und die Loben derselben mit einander verbunden werden. Eine Ausnahme machen nur die Ganglia optica, die eine mehr selbständige Stellung einnehmen.

Wie im Bauchmark senden die Ganglienzellen plasmatische Ausläufer aus, die einander kreuzen. Dies trifft jedoch nicht für die Supraösophagealcommissur zu, indem ein Mittelstrang im Proto- wie im Deutocerebrum vermißt wird, wodurch die Fasern der Commissur nur zwischen den Ganglien parallel miteinander verlaufen.

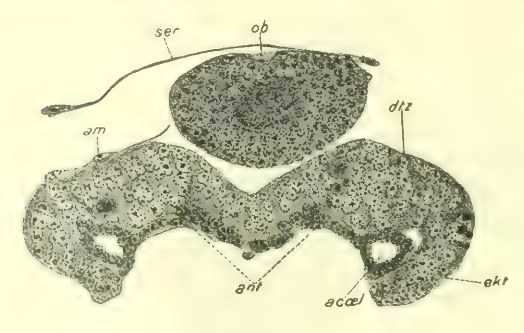


Fig. 32.

Die Fasern der Supraösophagealcommissur, die die beiden Hälften des Protocerebrums vereinigen, stammen von der Hinterpartie (morphologisch!) der beiden medianen Loben und schließen sich unmittelbar an die Fasern der beiden Deutocerebralganglien an. Wenigstens habe ich keine selbständige Commissur des Deutocerebrums beobachten können, obschon eine solche nach Holmgren (08) bei den erwachsenen Tieren bemerkbar ist.

Es ist somit anzunehmen, daß die Quercommissuren des Proto- und Deutocerebrums von Anfang an oder wenigstens sehr früh sich dicht aneinander schließen, um dann postembryonal sich wieder voneinander zu entfernen, oder daß sie, wie Heymons annimmt, als eine Bildung entstehen.

Ähnliches hat auch Viallanes für *Mantis* angegeben, wo die Deutocerebralcommissur selbständig, aber dicht an der Protocerebralcommissur gebildet werden und mit der letzteren später verwachsen soll.

Die beiden medianen Loben des Protocerebrums stehen nach außen durch grobe Faserzüge mit den dritten und zweiten Loben in Verbindung, dagegen wird eine Verbindung mit den Ganglia optica allem Anschein nach nicht erzielt. Die letzteren Ganglien liefern nur

den N. opticus, den ich jedoch nicht habe auffinden können, da er wahrscheinlich embryonal vermißt wird.

Es ist aber hier auf einige Ähnlichkeiten mit *Forficula* hinzuweisen, die von Interesse sein können.

Gegen Viallanes (91) und Wheeler (93), die sich für eine vollständige Trennung des Ganglion opticums von der Augenplatte ausgesprochen haben, hebt Heymons für *Forficula* hervor, daß medial eine Verbindung zwischen beiden Teilen stattfindet, die später direkt in die Anlage des N. opticus übergeht, wodurch der betreffende Nerv nicht in zentrifugaler Richtung auszuwachsen braucht, um die Augenplatte zu erreichen, wie es Viallanes und Wheeler meinen.

Ich muß mich nun für *Eutermes* insofern den Angaben Heymons' anschließen, indem ich auch bei *Eutermes* eine Verbindung zwischen dem Ganglion opticum und der Augenplatte gefunden habe, da der Spaltraum nur auf den hinteren Teil des Ganglions beschränkt ist.

Von dem Deutocerebrum wachsen kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen die antennalen Nerven aus, was mit den Funden Viallanes' im Einklang steht.

Gleichzeitig mit der Supraösophagealcommissur wird auch die Anlage der Subösophagealcommissur aus der Ectodermpartie zwischen den Hälften des Tritocerebrums gebildet, indem hier die Zellkerne größer und heller werden und die Zellen von der Oberfläche nach innen gedrängt werden.

An Sagittalschnitten treten sie als ein Haufen von großen Zellen auf, der an der Dorsalseite eine Fasermasse besitzt. Die letztere wird jedoch erst während der Umrollung deutlich ausgeprägt und stellt dann eine Verbindung zwischen den Hälften des Tritocerebrums dar.

Die Quercommissur des Tritocerebrums wird somit von Zellen gebildet, die eine mittelstrangähnliche Bildung repräsentieren und wohl den Zellen des Mittelstranges der Bauchganglien äquivalent sind. Dies trifft aber nicht für die Quercommissur des Proto- und Deutocerebrums zu, indem hier sicherlich ein Mittelstrang vermißt wird und die Fasern der Commissur nur von den Ganglien geliefert werden.

In dieser Hinsicht stimmen meine Ergebnisse nicht mit denjenigen Heymons' überein, indem bei *Forficula* auch die Supraösophagealcommissur von mittelstrangähnlichen Zellen gebildet werden soll.

Während der Umrollung tritt eine starke Verschmelzung der verschiedenen Gehirnteile ein, wobei die hinten und lateral von der Mundeinstülpung gelegenen Ganglien nach vorn rücken, so daß nach der

Umrollung eine kompakte Masse von Ganglienzellen gebildet wird, die in der Mitte die mächtige Supraösophagealcommissur aufweist.

Die Neuroblasten sind nunmehr größtenteils verschwunden und werden am längsten nur in den medianen Loben des Protocerebrums beibehalten.

Formica.

Die Bildung der Cerebralganglien erfolgt bei *Formica* prinzipiell wie bei *Eutermes*. Die Lage derselben im Verhältnis zur Stomodäaleinstülpung scheint jedoch hier eine etwas andre zu sein, indem die Anlage des Tritocerebrums nicht eigentlich hinter, sondern lateral von der Einstülpung gelegen ist, wodurch die Anlage des Deutocerebrums mehr nach vorn als bei *Eutermes* zu liegen kommt (vgl. Fig. 38, 39).

Die Anlage des Protocerebrums ist mächtig entwickelt und wird bald in drei Loben differenziert, die dicht oberhalb der großen langgestreckten Cölomsäckchen des Antennensegmentes in mehreren Querschnitten zu sehen sind.

Die beiden medianen Loben sind miteinander durch eine breite einschichtige Ectodermpartie vereinigt, wie es auch für die beiden Ganglienanlagen des Deuto- und Tritocerebrums der Fall ist, indem hier die stark entwickelte Oberlippe und Mundeinstülpung dieselben bei Seite drängen.

Die mediane Brücke zwischen den Ganglienanlagen des Proto- und Deutocerebrums beteiligt sich, wie dies für *Eutermes* hervorgehoben wurde, nicht an der Bildung der Supraoesophagealcommissur, die als eine einzige Fasermasse angelegt wird, sondern stellt nur eine Partie der Hypodermis dar, die in den Kopflappen, Proto- und Deutocerebrum, zuerst median, d. h. zwischen den Ganglienanlagen, zum Vorschein kommt und sich dann allmählich lateral über die Ganglienanlagen differenziert, wodurch die letzteren sich von der Oberfläche losmachen und von nun an als Ganglien zu bezeichnen sind. Dasselbe trifft übrigens auch für *Eutermes* zu (vgl. Fig. 31, *hyp*).

Die sich über den Ganglien bildende Hypodermis stellt anfangs ein ungemein dünnes Plattenepithel dar und wandelt sich erst später in ein Cylinderepithel um.

Was die Bildung der Suboesophagealcommissur anbelangt, so erfolgt diese größtenteils von der medianen Brücke zwischen den Tritocerebralganglien, die also als eine dem Mittelstrang des Bauchmarkes äquivalente Ectodermpartie anzusehen ist. Ähnliches ist auch von Carrière u. Bürger (97) bei *Chalicodoma* beobachtet worden. Eine

Sonderung in eine dermatogene und neurogene Schicht tritt hier ebensowenig wie im Mittelstrang des Bauchmarkes ein.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, wird in derjenigen Partie der Kopflappen, die das Proto- und Deutocerebrum umfaßt, die Hypodermis zuerst median ausgebildet und differenziert sich dann lateral über die Ganglienanlagen als ein dünnes Plattenepithel.

Eine Ausnahme stellen nur die am meisten lateral gelegenen Loben des Protocerebrums dar, die die Anlagen der Ganglia optica repräsentieren.

Die letzteren sind wohl entwickelt und von großen neuroblastenähnlichen Zellen aufgebaut, die sich zwar mitotisch teilen, ohne jedoch Ganglienzellen abzuschnüren. Lateral von den betreffenden Ganglienanlagen findet sich, wie gewöhnlich, ein Saum von Ectodermzellen, die als Hypodermiszellen zu bezeichnen sind und mit denjenigen der definitiven Körperränder verlöten, wenn diese zum definitiven Rückenverschluß nach oben wachsen.

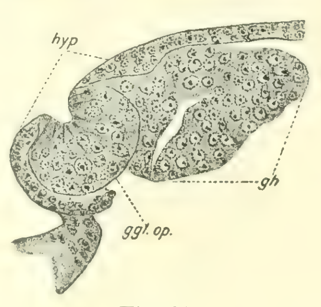


Fig. 33.

In einem gewissen Stadium, noch vor dem Rückenverschluß, bemerkt man an Querschnitten, daß die erwähnte Verlötung stattgefunden hat, und daß die Hypodermiszellen über die beiden inneren Loben des Protocerebrums sich differenziert haben, während die Anlagen der Ganglia optica noch den Zusammenhang mit der Oberfläche bewahren und also noch nicht von Hypodermiszellen bedeckt sind.

Dies trifft aber bald zu, indem die Anlage des Ganglion opticum jederseits sich nach innen stülpt, wodurch die median und lateral von derselben gelegenen Zellverbände der Hypodermis mit den Rändern verlöten und die Ganglionanlagen sich losmachen (Fig. 33).

Die Ganglia optica und die Augenplatten werden somit bei *Formica* durch Einstülpung der Ganglienanlagen gebildet, nicht dagegen durch Delamination, wie es bei *Eutermes* der Fall war.

Gegen Ende der Embryonalzeit werden die Cerebralganglien miteinander in eine Masse vereinigt. Die Tritocerebralganglien befinden sich jedoch immer lateral von dem Oesophagus.

Die Neuroblasten haben nunmehr die Teilungen eingebüßt; sie sind aber noch larval einzeln vorhanden, während die Mehrzahl derselben zugrunde gegangen ist.

Die larvalen Neuroblasten können sich zwar noch mitotisch teilen, scheinen jedoch nicht mehr Ganglienzellen zu bilden.

Die Bildung der Cerebralganglien und des Gehirns bietet bei *Chrysomela* nichts Bemerkenswertes dar, sondern stimmt am meisten mit den Verhältnissen überein, die wir bei *Formica* gefunden haben.

b. Bauchmark.

1. *Eutermes.*

Die Entwicklung des Bauchmarkes ist an Totalpräparaten schwierig zu verfolgen. Dafür eignen sich viel besser Schnittserien durch Embryonen verschiedener Altersstadien.

Man bemerkt dann, daß schon im Stadium Fig. *H*, Schema I, die Kerne derjenigen Ectodermzellen, die sich in zwei Streifen jederseits der Medianlinie befinden, in die Länge gestreckt werden und sich auch von denjenigen der übrigen ectodermalen Elemente durch hellere Farbe unterscheiden.

Die betreffende Differenzierung schreitet von vorn nach hinten zu und ruft jederseits der Medianlinie des Embryos eine wulstförmige Verdickung, die Primitivwulst, hervor. Die letztere zeigt quer verlaufende, seichte Einsenkungen auf, die in bestimmten Abständen voneinander liegen und als Segmentgrenzen des Ectoderms aufzufassen sind.

Durch die Entstehung der lateralen Primitivwülste, Ganglienanlagen, tritt natürlich die Medianpartie des Ectoderms rinnenförmig hervor und stellt die sogenannte Neuralrinne dar.

In den Primitivwülsten oder Seitensträngen werden alsbald die neurogenen Elemente gebildet, indem einzelne Zellen an der Oberfläche aber auch in die Tiefe große rundliche, hell gefärbte Kerne erhalten und sich dadurch als Neuroblasten dokumentieren.

Die an der Oberfläche entstehenden Neuroblasten werden bald in die Tiefe gesenkt, wodurch in der Mitte der Ganglienanlagen eine Zone von Neuroblasten gebildet wird, die nach außen von gewöhnlichen Ectodermzellen bedeckt ist (Fig. 34, *nbl*, *hyp*).

Die letzteren liefern die Hypodermis, während die ersteren durch lebhafte Teilungen die kleinen Ganglienzellen nach innen abschnüren. Es ist dabei zu bemerken, daß die Neuroblasten nicht eine einzige Reihe von Ganglienzellen entstehen lassen, sondern für gewöhnlich mehrere, die dann von den Mutterzellen ausstrahlen. Ob auch die Ganglienzellen durch Teilungen sich vermehren, habe ich nicht sicher entscheiden können, halte es jedoch für unwahrscheinlich, da wenigstens Teilungsspindeln nie beobachtet wurden.

Für gewöhnlich liegen die Neuroblasten in den Ganglien ziemlich regelmäßig geordnet. In der Mitte derselben sind sie allgemein in Mehrzahl vorhanden, vorn und hinten dagegen sind fast immer nur fünf zu sehen.

Die Entwicklung des Mittelstranges stimmt im wesentlichen mit der von HEYMONS (95) für *Forficula* gegebenen Darstellung überein.

Durch die Entstehung der Ganglien werden diejenigen Zellen, die den Boden der Neuralrinne bilden, nach innen gedrängt und stellen hier im Querschnitt eine dreieckige Bildung dar, die den Mittelstrang repräsentiert. Die Zellen derselben sind, wie in den Seitensträngen, zuerst durch ihre länglichen hellen Kerne ausgezeichnet (Fig. 34, *mst*).

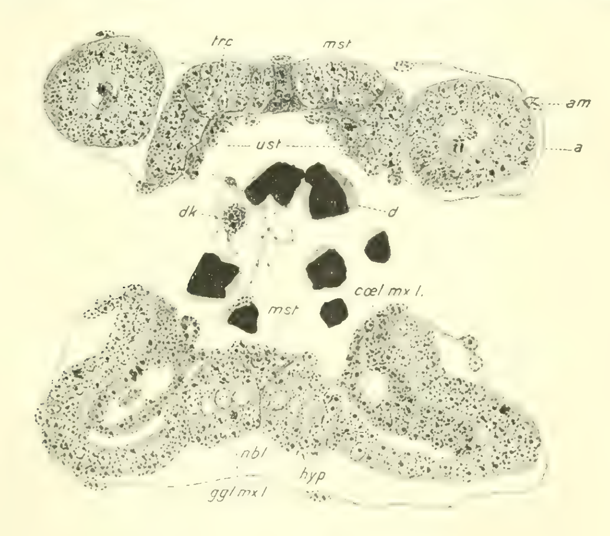


Fig. 34.

Auch in dem Mittelstrang treten Zellen mit großen rundlichen Kernen auf, die den Neuroblasten der Primitivwülste ganz ähnlich sind und wie diese Ganglienzellen abschnüren.

Die letzteren sind jedoch innerhalb eines Ganglienpaares nur spärlich vertreten, bilden aber in den interganglionalen Strecken kleine Anhäufungen, indem hier die Neuroblasten zahlreicher vorhanden sind. Stellenweise liegen die Neuroblasten in den betreffenden Abschnitten bis zu sechs zusammen, während WHEELER (91) und HEYMONS (95) nur ein bzw. zwei bis drei an denselben Stellen gefunden haben.

Es ist hier noch zu erwähnen, daß es im Mittelstrang keineswegs zur Sonderung in eine dermatogene und eine neurogene Schicht kom-

men kann, indem die Zellen des Mittelstranges schon früh nach innen geschoben werden und dadurch den Zusammenhang mit der Oberfläche verlieren. Eine Hypodermis wird ventral von dem Mittelstrang gebildet, wenn die beiden Neuralwülste sich in der Medianlinie getroffen haben (Fig. 34).

Zu derselben Auffassung sind auch Carrière u. Bürger (97) für *Chalicodoma* gekommen, was gegen Heymons (95) hervorzuheben ist.

Betreffs des weiteren Schicksals der Neuroblasten, nachdem die Teilungen beendigt sind, kann ich nur die Vermutung Heymons' bestätigen, daß sie degenerieren und zugrunde gehen. Die Kerne werden dabei blasenartig aufgetrieben und das Chromatin ballt sich in rötlich gefärbte Klümpchen zusammen, was alles als deutliche Degenerationserscheinungen anzusehen ist.

Schon vor der Umrollung des Embryos beginnt die Bildung der Fasermassen von vorn nach hinten. Man bemerkt dann, daß diejenigen Ganglienzellen, die am meisten distal von ihren Neuroblasten liegen, in ein dünnes Fädchen verlängert werden. Da aber die Reihen der Ganglienzellen gegeneinander konvergieren, kreuzen sich die Fädchen miteinander; dadurch wird die sogenannte Faserkreuzung hervorgerufen, wie es schon Heymons für *Forficula* beschrieben hat.

Auch die Ganglienzellen des Mittelstranges laufen in dünne Fädchen aus, die größtenteils in dorso-ventraler Richtung gehen, aber auch in die Seitenstränge überbiegen.

Die dorso-ventralen Fädchen des Mittelstranges werden ebenfalls von Fasern gekreuzt, die von den Seitensträngen stammen und die beiden Ganglien eines Paares miteinander verbinden.

Diese Fasern stellen zusammen die Quercommissuren dar, an deren Bildung sich somit auch der Mittelstrang beteiligt.

Die Quercommissuren eines jeden Ganglienpaares sind, wie gewöhnlich, zwei und etwas nach vorn in das Ganglion geschoben.

Die Längscommissuren werden von den interganglionalen Partien der Seitenstränge geliefert und bieten in ihrer Bildung nichts Bemerkenswertes dar.

Die Fasermassen finden sich zuerst an der Dorsalseite der Ganglien, werden aber später mit Ganglienzellen von den Seiten her bedeckt, wodurch sie zuletzt in den Ganglien wie eingebettet liegen.

Im ganzen bilden sich in dem Bauchmarke 17 Ganglienpaare aus, von denen die drei Kieferganglien zum Unterschlundganglion verschmelzen.

Eine Verschmelzung trifft auch für das letzte Thoracal- und das erste Abdominalganglion wie für die beiden letzten Abdominalganglien zu, die sich dann mit den drei vorletzten vereinigen. Am Ende der Embryonalzeit sind im Abdomen somit nur sechs der ursprünglichen freien Ganglien vorhanden (Schema I, Fig. *Q*).

2. *Formica, Chrysomela.*

Die Bildung des Bauchmarkes erfolgt prinzipiell in der für *Eutermes* angegebenen Weise und bedarf daher keiner näheren Beschreibung.

Im Stadium Fig. *F*, Schema II, sind die Ganglien bei *Formica* fertig gebildet. Die drei thoracalen sind nur ein wenig größer als die zehn abdominalen, was vielleicht in der geringen Entwicklung der Extremitäten während der Embryonalzeit zu suchen ist.

Wie bei den Termiten treten auch hier Verschmelzungen der Ganglien ein, indem zuerst die Kieferganglien, dann auch die drei letzten Abdominalganglien miteinander in eine Masse vereinigt werden (Schema II, Fig. *H*)

Bei *Chrysomela* trifft dies nur für die Kieferganglien zu, während die acht Abdominalganglien frei bleiben.

c. Neurilemme.

Die verschiedenen Ansichten über die Entstehung der Neurilemmzellen sind schon von Heymons (95) dargelegt worden. Selbst konnte Heymons den Ursprung der betreffenden Zellen nicht vollkommen klar beobachten; es scheint ihm jedoch ziemlich sicher, daß sie ectodermal sind und daß das äußere Neurilemm wahrscheinlich von Zellen stammt, »welche während der Ablösung der Neuroblasten von der dermatogenen Schicht aus der letzteren sich abtrennen« (l. c. 45). Im Prinzip konnte er somit der Auffassung Wheelers (93) gegen Nusbaum (83, 86) und Korotneff (85) beitreten.

Meine eignen Untersuchungen über dieses Thema haben gelehrt, daß die Neurilemmen bei *Eutermes* erst nach der Umrollung zum Vorschein kommen, somit in einem Stadium, wo schon die Punktsubstanz ausgebildet worden ist.

Zuerst erscheinen die Neurilemmen an der Dorsalseite der Ganglien ziemlich gleichzeitig über dem ganzen Embryo, indem es allen Anschein nach Ganglienzellen sind, die miteinander in Verbindung treten und sich etwas von der Ganglienoberfläche aufheben.

Die Bildung der Neurilemmen erfolgt dann auch ventral; da sich aber hier schon die Ganglien von der dermatogenen Schicht, Hypodermis,

getrennt haben, ist wohl eine Entstehung des äußeren Neurilemms in toto oder an der ventralen Seite der Ganglien von Zellen der dermatogenen Schicht als ausgeschlossen zu betrachten.

Das äußere Neurilemm scheint somit unzweideutig von den Ganglienzellen geliefert zu werden.

Noch viel klarer liegen die Verhältnisse bei der Bildung des inneren Neurilemms, die in einem Stadium erfolgt, wo schon die Fasermassen der Ganglien ganz von Ganglienzellen überdeckt sind. Es können wohl hier nur die in der nächsten Umgebung der Fasermassen liegenden Ganglienzellen bei der Neurilemmenbildung in Betracht kommen.

Ob auch die Zellen des Mittelstranges am Aufbau der Neurilemmen teilnehmen oder nicht, habe ich nicht entscheiden können. Dies wurde jedoch von Wheeler (93) behauptet, was etwas fraglich erscheint, da unter den Ganglien des Eingeweidenervensystems das Ganglion frontale ein deutliches äußeres und inneres Neurilemm besitzt.

Formica und *Chrysomela* verhalten sich prinzipiell ganz in der für *Eutermes* beschriebenen Weise.

d. Eingeweidenervensystem.

Die ersten eingehenden Untersuchungen über die Entwicklung des Eingeweidenervensystems verdanken wir Heymons (95) und Carrière u. Bürger (97), während andre Forscher, wie Heider (89), Wheeler (89, 93) und Carrière (90), sich nur mit der Entstehung des Ganglion frontale und des Nervus recurrens beschäftigt haben.



Fig. 35.

Für die von mir untersuchten Insektenembryonen liegen noch keine Angaben vor.

Die Anlage der unpaaren Ganglien und Nerven treten bei den Termiten, *Eutermes*, schon vor der Umrollung des Embryos auf, indem in der Dorsalwand des Stomodäums median drei Einbuchtungen sich bemerkbar machen (Fig. 35).

Speziell von den Einbuchtungen aber auch von den zwischen denselben befindlichen Partien des Stomodäalectoderms werden zahlreiche Ectodermzellen nach innen geschoben und wandeln sich direkt in Ganglienzellen um.

Im Stadium Fig. *M*, Schema I. finden sich somit zwischen dem

dorsalen Ecto- und Mesoderm des Stomodäums drei kleine Anhäufungen von Ganglienzellen, die mit einander durch eine Schicht von gleichartigen Zellen verbunden sind.

Während der Umrollung werden die Ganglienzellen dorsal von dem Mesoderm des Stomodäums gelagert. Gleichzeitig bilden sich auch die Fasermassen doch noch nur in den beiden vorderen Ganglienzellanhäufungen aus, die nach beendigter Umrollung miteinander durch einen unpaaren Nerv, den Nervus recurrens, verbunden sind.

Das erste Ganglion stellt auch das größte Ganglion des Eingeweidenervensystems dar und ist als Ganglion frontale zu bezeichnen.

Dasselbe befindet sich an der Basis der Oberlippe und gibt nach vorn einige Nervenfasern ab, die nach HOLMGREN (08) einige clypeale Muskeln innervieren sollen.

Lateral steht das Ganglion frontale jederseits mit einem kurzen groben Nerv mit dem Tritocerebrum in Verbindung, wie ich auch für *Formica* und *Chrysomela* habe beobachten können.

Zuletzt geht auch dorsal ein feiner, unpaarer Nerv zum Gehirn, Protocerebrum, HOLMGREN, der jedoch erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen ausgebildet ist (Schema I, Fig. *Q*).

Der letzte Nerv wird bei *Formica* und *Chrysomela* vermißt.

Der aus der zweiten Einbuchtung entstandene Ganglienknoten stellt das Ganglion oesophagi dar.

Die Fasern des Nervus recurrens gehen in das betreffende Ganglion über und setzen sich hinten von demselben fort. Der Nervus recurrens verläuft dann dicht an der ventralen Wand der Aorta cephalica und endigt oberhalb und vor dem Kropf mit einer rundlichen Masse von Ganglienzellen, die von der dritten Einbuchtung der Stomodäalwand stammt, und das Ganglion ventriculare repräsentiert. Nach HOLMGREN sollen von diesem Ganglion aus der Kropf und Mitteldarm innerviert werden.

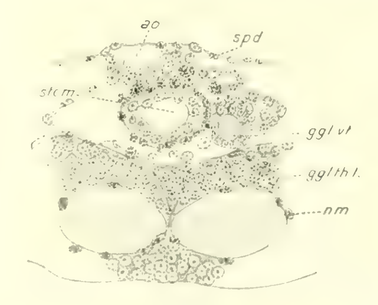


Fig. 36.

Das Ganglion ventriculare ist bei *Eutermes* interessant, indem es kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen lateral von dem Oesophagus geschoben wird (Fig. 36, *ggl.vt*).

Die drei unpaaren Ganglien des Eingeweidenervensystems werden allmählich voneinander entfernt, was wahrscheinlich durch das Längenwachstum des Vorderdarmes bedingt ist.

Die paarigen Ganglien des Eingeweidenervensystems sind bei *Eutermes* nur von den Ganglia postcerebralia repräsentiert, deren Anlagen gleichzeitig mit denjenigen der oben genannten Ganglien differenziert werden.

Sie stellen zwei kleine rundliche Anhäufungen von hellen Zellen, die lateral im Ectoderm des Stomodäums unmittelbar vor den Suboesophagealkörpern entstanden, dar.

Später werden sie von dem Stomodäum abgelöst, nehmen an Größe zu und gelangen nach der Umrollung an die ventralen Wände der Cölomsäckchen des Antennensegmentes.

Hier bilden sie Punktsubstanz aus und senden, wie es scheint, jederseits einen kurzen Nerv in das Protocerebrum hinein, wie es schon Holmgren (08) gegen Hofer, Viallanes und Janet hervorgehoben hat.

Nach Holmgren sollen weiter die Ganglia postcerebralia den vorderen Teil der Aorta innervieren und dicht vor den Corpora allata, Suboesophagealkörper, liegen, mit denen sie in unmittelbarem Zusammenhang stehen.

Aus der hier oben gegebenen Darstellung geht hervor, daß das Eingeweidenervensystem bei *Eutermes* ziemlich einfach gebaut ist, indem mit Ausnahme von den Ganglia postcerebralia sämtliche Ganglien unpaar sind, wie es schon Holmgren bei den vollgebildeten Termiten beobachtet hat.

Das betreffende Nervensystem erinnert am meisten an dasjenige der Blattiden, Heymons (95). Der genannte Forscher hat eine ausführliche Darstellung über die Entwicklung des Eingeweidenervensystems bei den Dermaptera und Orthoptera geliefert, deren Resultate hier zum Vergleich schematisch wiedergegeben sind.

Ausstülpung (Einstülpung)	Nr. 1.	Nr. 2.	Nr. 3.
Eutermes	Ggln. frontale	Ggln. oesophagi (Ggla. postcerebralia)	Ggln. ventriculare
Periplaneta *Phyllodromia* *Ectobia*	»	Ggln. occipitale Ggla. pharyngea	Ggln. splachnicum.
Gryllotalpa *Gryllus*	»	Ggln. occipitale	Ggla. splachnica.
Forficula	Ggln. frontale Ggln. occipitale	Ggla. pharyngea	Nervi splachnici.

Außerdem sind ja auch bei *Eutermes* die Ganglia postcerebralia vorhanden. können aber nicht gut in das Schema eingerückt werden, da sie sich nicht durch eine Einbuchtung der ectodermalen Stomo-

däalwand differenzieren. Da aber die Ganglia pharyngea, die nur bei den Blattiden und *Forficula* vorkommen, ebenfalls paarig sind und dicht an dem Ganglion oesophagi = occipitale entstehen sollen, sind sie vielleicht mit den Ganglia postcerebralia identisch.

Aus dem Schema geht weiter hervor, daß das Ganglion frontale immer durch die erste Einbuchtung gebildet wird und bei *Forficula* auch das Ganglion occipitale, das jedoch wohl ganz dieselbe Bildung wie das Ganglion oesophagi bei *Eutermes* repräsentiert, da es bei allen Orthopteren auch aus der zweiten Einbuchtung hervorgeht und immer unpaar ist.

Zuletzt sind auch die von der dritten Einbuchtung entstandenen Ganglien zu besprechen, die teils paarig, teils unpaar gebildet werden. Da sie aber immer auch seitlich abgedrängt werden, ist wohl anzunehmen, daß sie überall dieselbe Bildung darstellen, die bei *Forficula* übrigens als zwei Nerven hervortritt.

Das Eingeweidenervensystem der Termiten ist somit allem Anschein nach prinzipiell dasselbe, wie dasjenige, dem wir bei den Blattiden begegnen, obschon die Bildungsweise der Ganglia postcerebralia (pharyngea) etwas verschieden verläuft. Fig. 37 stellt eine schematische Darstellung über das Eingeweidenervensystem der Termiten dar.

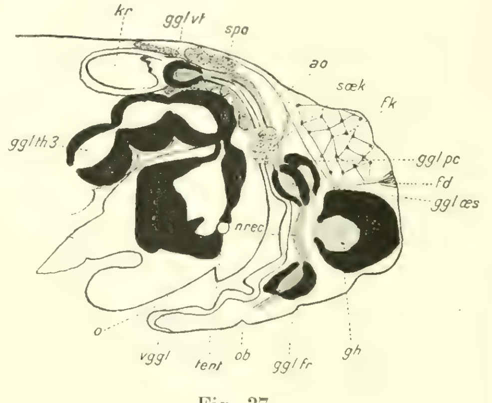


Fig. 37.

Für die Hymenopteren haben nur CARRIÈRE u. BÜRGER (97) bei *Chalicodoma* eine Darstellung über die Entwicklung des Eingeweidenervensystems gegeben. Sie erwähnen ein Ganglion frontale, das in gewöhnlicher Weise entsteht, einen Nervus recurrens und zwei winzige Ganglia pharyngea. Eine kleine Anschwellung des N. recurrens wird als ein Ganglion occipitale aufgefaßt. Die Bildung der letztgenannten Ganglien ist nicht studiert worden.

Die Anlage des Ganglion frontale und des N. recurrens erscheint bei *Formica* als eine rinnenförmige Ausstülpung des dorsalen Stomodäalectoderms, Stadium Fig. *E*, Schema II.

Schon im nächsten Stadium wird die Fasermasse differenziert. Nach vorn geht ein ziemlich grober Nerv, der wahrscheinlich mit dem N. m. sup. ph. a., Janet (99), identisch ist.

Nach hinten zieht der ebenfalls unpaare N. recurrens unter der Supraösophagealcommissur und verläuft dicht unter dem Dorsalgefäß, um sich schließlich in dem Abdomen zu verlieren. Die hinter der Commissur gelegene Partie des Nervus ist als N. dorsalis zu bezeichnen und ist wie der N. recurrens mit zahlreichen eingeschalteten Ganglienzellen versehen.

Trotz sorgfältiger Untersuchung habe ich bei den Embryonen weder die Ganglia postcerebralia = Ganglia pharyngea, Carrière u. Bürger, = Ganglions sympatiques du Cerebrum, Janet, noch ein Ganglion oesophagi sicher auffinden können.

Bei den Larven treten dagegen diese Gebilde recht deutlich hervor und befinden sich ganz an den Stellen, wo sie von Janet (99) beschrieben worden sind (Fig. 51 *gglpc*).

Über die Entwicklung des Eingeweidenervensystems bei den Coleopteren liegen bisher nur wenige und unvollständige Angaben vor. Das Ganglion frontale und der N. recurrens sollen nach Heider (89) bei *Hydrophilus* durch eine mediane rinnenförmige Einstülpung der Stomodäalwand entstehen, während Wheeler (89) bei *Doryphora* nur das Ganglion frontale erwähnt.

Bei *Chrysomela* treten sowohl Ganglion frontale als auch Ganglion oesophagi in gewöhnlicher Weise auf. Die beiden Anhäufungen von Ganglienzellen liegen anfangs dicht aneinander und sind durch einige Ganglienzellen verbunden, die später den N. recurrens bilden.

Wenn das Stomodäum in die Länge wächst, werden die beiden Zellanhäufungen voneinander eine Strecke weit entfernt und bilden an der Unterseite die Punktsubstanz aus.

Von dem Ganglion frontale gehen dann nach vorn zum Basalteil der Oberlippe einige Nervenfasern, während andre vom Ganglion oesophagi die Seitenpartien des Stomodäums innervieren.

Nach hinten von dem G. oesophagi streckt sich ein langer unpaarer Nerv, der dorsal vom Kropf verläuft und sich weiter nach hinten verliert, ohne ganglióse Anschwellungen zu zeigen. Er stellt den N. dorsalis dar und besitzt nur wenige Ganglienzellen.

Die Ganglia postcerebralia sind vielleicht bei *Chrysomela* durch zwei kleine Zellanhäufungen am morphologischen Vorderrand des Syncerebrums repräsentiert.

e. Ganglia allata.

Zum Eingeweidenervensystem wurden auch von HEYMONS (95) die sogenannten Ganglia allata gerechnet. Dieselben sollen den von HOFER (87) bei *Periplaneta* als »paarige, hintere Eingeweideganglien« bezeichneten Bildungen entsprechen und im ersten Maxillarsegment vor der Basis der Maxillen von dem Ectoderm gebildet werden. Später sind sie von den Tentorialeinstülpungen bis zu den Cölomsäckchen des Antennensegmentes geschoben und legen sich der ventralen Wand der späteren Aorta dicht an. Hier treten sie mit den naheliegenden Ganglia pharyngea in Verbindung und verschmelzen noch vor dem Ausschlüpfen der Embryonen miteinander.

Die beiden verschmolzenen Ganglia allata unterscheiden sich von den übrigen Ganglien des Eingeweidenervensystems teils durch ihre hellen glänzenden Zellen, teils dadurch, daß sie nie Punktsubstanz entwickeln.

Zu ähnlichen Resultaten sind auch später CARRIÈRE u. BÜRGER (97) bei *Chalicodoma* gekommen; doch sollen die Ganglia allata hier nicht mit den übrigen Teilen des Eingeweidenervensystems in Verbindung treten. Übrigens wird mit Recht der ganglióse Charakter derselben angezweifelt, da sie ja nie Punktsubstanz bilden.

Mit den Ganglia allata zu vergleichende Bildungen habe ich nur bei *Formica* beobachten können, obschon die Bildungsweise derselben nicht genauer verfolgt wurde.

Es ist jedoch hervorzuheben, daß die betreffenden Körper von dem ersten Maxillensegment stammen und in späteren Embryonalstadien als zwei kleine rundliche Zellhaufen etwas nach hinten von den beiden Enden des tentorialen Querstückes dicht unterhalb der Cölomsäckchen des Antennensegmentes liegen.

Wenn die letzteren die Aorta cephalica gebildet haben, sind sie der ventralen Wand derselben angeheftet und haben damit ihre definitive Lage wenigstens embryonal und larval erreicht.

An Sagittalschnitten befinden sie sich lateral vom Oesophagus dicht unter der Supraoesophagealcommissur und zeichnen sich durch ihre scharf tingierten Nucleoli von den ähnlichen Ganglienzellen aus. Eine Punktsubstanz wird nicht ausgebildet.

Die Ganglia allata entsprechen ganz den von JANET (99) bei *Myrmica* als Corpora incerta 1 (Corpora allata) bezeichneten Bildungen.

Die thoracalen Corpora incerta 2, JANET, habe ich bei den von mir untersuchten Ameisen nicht entdecken können.

2. Endoskelet des Kopfes.

a. Tentorium.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über das Kopfskelet der Insekten lehren, daß es sich um ectodermale Einstülpungen handelt, wie es schon von Palmén (77), Hatschek (77) und Tichomiroff (79—82) gezeigt wurde.

Die erste genauere Darstellung verdanken wir aber Heider (89). Nach ihm wird das Tentorium bei *Hydrophilus* von zwei Paaren sackförmiger Einstülpungen gebildet, von denen das erste am kräftigsten ausgebildet ist und zwischen dem Antennen- und Mandibelsegment mündet.

Die beiden vorderen Einstülpungen strecken sich nach hinten dicht oberhalb des Mandibularganglions, wo sie mit ihren blinden Enden verlöten, um die über dem Mandibularganglion liegende Transversalspange, Chitinmembran, Heider, zu bilden. Von den beiden vorderen Einstülpungen wird auch jederseits ventral von dem Oberschlundganglion, morphologisch dorsal, ein Divertikel gebildet.

Das zweite Paar der Einstülpungen befindet sich an der Grenze des ersten und zweiten Maxillarsegmentes. Auch hier wachsen die Einstülpungen gegeneinander und werden später mit den vorderen zu einer Bildung vereinigt.

Prinzipiell in derselben Weise wird das Tentorium nach Heymons (95) bei *Forficula*, *Gryllus* und *Periplaneta*, und nach Carrière u. Bürger (97) bei *Chalicodoma* gebildet. Nach Wheeler (89) sollen dagegen bei *Doryphora* fünf Paare von Einstülpungen das Tentorium aufbauen, von denen zwei vor dem Antennensegment, die drei übrigen im Antennen-, Mandibel- und ersten Maxillensegment vor der Extremitetenbasis der betr. Segmente münden. Dies ist aber nicht für andre Chrysomeliden bestätigt worden.

Bei *Eutermes* erscheint die Anlage des Tentoriums vor der Umrollung als zwei Paar von ectodermalen Einstülpungen, die nach beendigter Umrollung, (Stadium Fig. *O*, Schema I), mit ihren blinden Enden verwachsen.

Das erste Paar entsteht am vorderen oberen Rand der Mandibel jederseits als eine schmale wagerechte Einstülpung, deren blindes Ende in zwei Hörner ausläuft. Von diesen ist das eine nach unten gerichtet, biegt nach hinten um und weitet sich in der Nähe der Suboesophagealcommissur etwas blasenförmig aus.

Von der Erweiterung geht jederseits ein wagerechtes Divertikel

gegen die Medianlinie und wird mit seinem Visavis unterhalb der Suboesophagealcommissur verlötet.

In dieser Weise wird ein Querstück gebildet, dessen Zellen durch die dunkel gefärbten Kerne ausgezeichnet sind und im Sagittalschnitt ventral im Winkel zwischen dem Suboesophagealganglion und der Schlundcommissur zu finden ist.

Nach hinten von dem Querstück setzen sich die beiden Einstülpungen bis zum Hinterrand der Mandibel fort, um hier wieder median miteinander in Verbindung zu treten. Das zweite Querstück ist mit einem sehr engen Lumen versehen und befindet sich ebenfalls im Winkel zwischen dem Suboesophagealganglion und der Schlundcommissur aber oberhalb der letzteren.

Die beiden vorderen Einstülpungen des Tentoriums stehen somit zweimal miteinander durch Querstücke in Verbindung, von denen das eine unterhalb, das andre oberhalb der Schlundcommissur verläuft. Das letzte ist wenig stark entwickelt und entspricht der Lage gemäß dem einzigen Querstück übriger Insekten.

Das zweite Paar der Tentorialeinstülpungen mündet am hinteren oberen Rand der ersten Maxillen.

Auch hier ist jederseits die Einstülpung wagerecht und streckt sich median, um dann nach vorn zu biegen und mit den lateralen Teilen des zweiten Querstückes verlötet zu werden.

Das Tentorium entsteht somit bei *Eutermes*, wie es meistens embryologisch nachgewiesen ist, aus zwei Paar von Ectodermeinstülpungen, die mit einander in Verbindung treten. Doch ist bei *Eutermes* der Bau des Tentoriums insofern ein komplizierterer, daß ja hier ein zweites Querstück der ersten Einstülpungen gebildet wird. Dafür spricht auch die Untersuchung Holmgrens (08) über den Bau des Tentoriums bei Imagines von *Eutermes chaquimayensis*, obschon es sich hier um vier Paar Einstülpungen, Furcabildungen, handeln soll.

Die erste Einstülpung ist fadenförmig und geht von der Grenze zwischen dem Proto- und Deutocerebralsegment aus.

Die zweite entsteht medialwärts vom Mandibelcondyl, umfaßt das Tentorialloch und streckt sich zum hinteren Rande der »Lamina basilaris«. Median wird sie mit der Einstülpung der andern Seite verlötet.

Die dritte befindet sich vor der Antennenwurzel und wird bald mit der zweiten Einstülpung ventral von der Schlundcommissur vereinigt.

Die vierte soll wahrscheinlich aus zwei hervorgehen und mündet

an der Grenze zwischen dem Mandibular-, Maxillar- und Labialsegment. Sie verlötet sich medial mit der zweiten Einstülpung, setzt sich nach vorn fort und bildet die vordere Begrenzung des Tentorialloches.

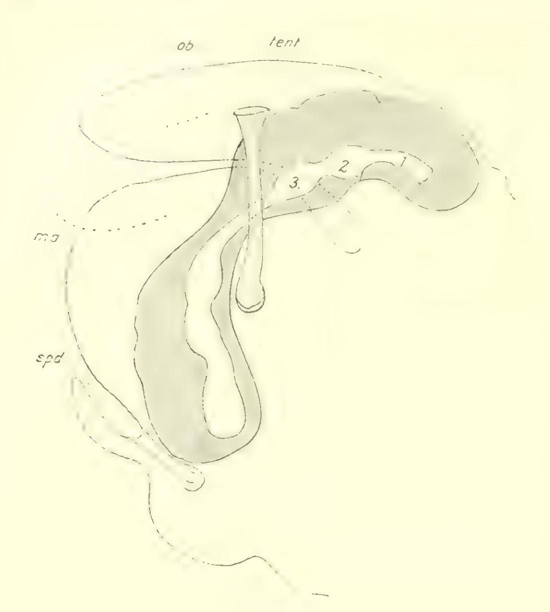


Fig. 38.

Versuchen wir eine Homologisierung zwischen den Einstülpungen des embryonalen und postembryonalen Tentoriums, so ergibt sich folgendes: Die erste Einstülpung der Embryonen entspricht wahrscheinlich der zweiten und dritten Einstülpung der Imagines, da sie ja ganz dieselben Teile des Tentoriums liefern und es nicht undenkbar ist, daß die unpaare Mündung der ersten Einstülpung der Embryonen postembryonal in zwei zerlegt wird.

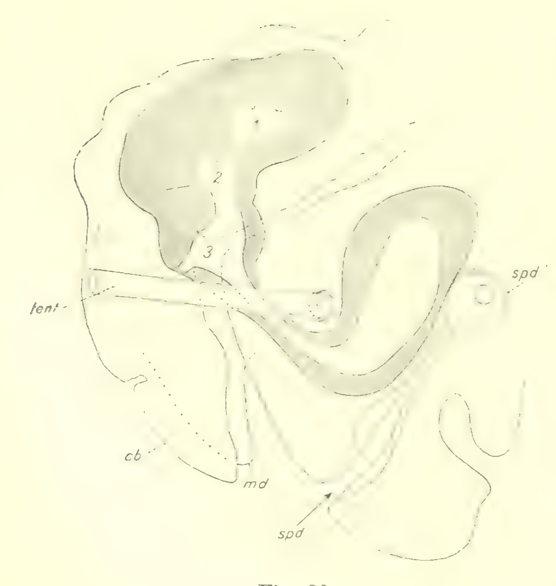


Fig. 39.

Die zweite Einstülpung der Embryonen ist ohne Zweifel der vierten der Imagines homolog. Sie gehen beide zuerst gegen die Medianlinie und werden dann mit der ersten bzw. zweiten Einstülpung verlötet. Auch hier wird wohl die unpaare Mündung der Embryonen postembryonal in zwei zerlegt, oder es entsteht postembryonal noch eine Einstülpung.

Die erste Einstülpung der Imagines stellt sodann eine Neubildung dar.

Formica.

Bei *Formica* ist die vordere Anlage des Tentoriums durch zwei englumige Einstülpungen repräsentiert, die der Kopfstellung gemäß senkrecht gestellt sind und morphologisch unmittelbar hinter den winzigen knospenförmigen Antennen münden.

Die beiden blinden Enden der Einstülpungen sind blasenartig erweitert, strecken sich aber bald in die Länge und werden ventral von der Stomodäaleinstülpung miteinander verlötet.

Das Stomodäum wird somit von der vorderen Tentorialbildung U-förmig umfaßt und das Querstück befindet sich in diesem Stadium hinter dem Mandibelganglion (Fig. 38, *tent*).

Wenn aber später die Ganglienkette zwischen den Suboesophageal- und Thoracalganglien die starke Einknickung erfährt, wird das Suboesophagealganglion um das Querstück gedreht, das somit vor demselben zu liegen kommt.

Durch die gleichzeitig folgende Lageveränderung des Kopfes wird auch die ursprünglich senkrechte Stellung der vorderen Tentorialeinstülpungen eine nahezu wagerechte (Fig. 39, *tent*).

Die hintere Tentorialanlage erscheint etwas früher als die vordere am vorderen oberen Rand der ersten Maxillen, und streckt sich von da an als zwei englumige Rohre gegen die Medianlinie. Die Rohre biegen dann nach hinten um und endigen mit einer blasenförmigen Erweiterung morphologisch etwas hinten von den Cölomsäckchen des Antennensegmentes.

Durch die oben erwähnte Lageveränderung des Kopfes wird auch die hintere Tentorialanlage umgelegt und die beiden Rohre gehen von nun an nach vorn und unten, um zuletzt von hinten und oben her mit den beiden Enden des Querstückes verlötet zu werden.

Chrysomela.

Wie bei *Eutermes* und *Formica* habe ich bei *Chrysomela* nur zwei Paar Einstülpungen auffinden können, die das Tentorium bilden. Meine Funde stimmen somit mit denjenigen Heiders (89) für *Hydrophilus* überein.

Die beiden vorderen Einstülpungen münden am oberen Mandibelrand, strecken sich von da an schräg nach hinten und unten, um mit ihren blinden Enden zuletzt oberhalb des Mandibelganglions zu verlöten. Eine (paarige) Divertikelbildung unter dem Oberschlund-

ganglion, wie es HEIDER beobachtete, habe ich bei *Chrysomela* nicht wiederfinden können.

Etwa gleichzeitig erscheint auch das zweite Paar der Einstülpungen, die am Hinterrand der ersten Maxillen münden und sich mit weitem Lumen nach hinten strecken.

Die vier Tentorialeinstülpungen werden in der für *Eutermes* angegebenen Weise miteinander vereinigt.

In den folgenden Stadien machen sich einige Lageveränderungen bemerkbar, indem z. B. die beiden hinteren Einstülpungen mehr nach vorn gerichtet werden, wodurch nicht nur diese, sondern auch das Querstück an Querschnitten der Länge nach getroffen werden.

b. Sehnen der Mm. adductores und extensores mandibulae.

Über die Entwicklung der Sehnen der betreffenden Muskeln liegen nur spärliche Angaben vor.

Die Sehnen der Mm. adductores sollen bei *Hydrophilus*, HEIDER (89) und *Chalicodoma*, CARRIÈRE u. BÜRGER (97), an der Außenseite der Mandibeln entstehen, um zuletzt an die Innenseite derselben geschoben zu werden.

Bei *Forficula*, HEYMONS (95), münden sie an der Innenseite der Mandibeln und laufen nach vorn in zwei Hörner aus. Nach der Umrollung des Embryos ist die Einstülpung jederseits mehr an das Hinterende der Mandibel gerückt.

Die Sehnen der Mm. extensores mandibulae sind nach HEIDER (89) und HEYMONS (95) als kleine Einstülpungen an der Außenseite der Mandibeln beschrieben worden, die nach HEYMONS an der Spitze gegabelt sein sollen.

Die Entwicklung der Sehnen der Mm. adductores stimmt bei *Eutermes* am besten mit der von HEYMONS für *Forficula* gegebenen Darstellung überein.

Die betreffenden Sehnen entstehen bei *Eutermes* vor der Umrollung an der Innenseite der Mandibeln etwas gegen den Hinterrand derselben. Sie erscheinen etwas früher als die übrigen Endoskeletbildungen des Kopfes und laufen dorsal in zwei Hörner aus.

Nach der Umrollung finden wir die beiden Sehnen lateral von dem Querstück der vorderen Tentorialeinstülpungen. Sie strecken sich hier dorsal bis zum Dache des Hinterkopfes. Die beiden Hörner sind mehr in die Länge ausgezogen und einander genähert ohne jedoch als Befestigungspunkte für die Muskelfasern zu dienen, da solche noch nicht ausgebildet sind.

In den letzten Stadien der Embryonalentwicklung werden die Fasern der Mm. adductores mandibulae differenziert; sie sind jedoch immer schwach ausgebildet und erhalten, wie es scheint, eine größere Zahl von Anheftungspunkten, indem die beiden Hörner cephal ausgestülpt werden.

Das Studium über die Entstehung und weitere Ausbildung der Sehnen bei *Formica* ist mit einigen Schwierigkeiten verknüpft, indem dieselben je nach der Orientierung des Kopfes eine verschiedene Lage einnehmen.

Sie entstehen bei *Formica* im Stadium Fig. *E* als sackförmige, weitlumige Einstülpungen, die sich etwas nach hinten strecken und der Kopf- und Mandibellage gemäß an der Oberseite der letzteren münden.

In dem folgendem Stadium Fig. *F*, Schema II, wachsen die Sehnen nach hinten und etwas nach unten in die Länge und werden dadurch in lange schmale Rohre umgewandelt, die blind nach außen von den Enden des tentorialen Querstückes endigen.

Im Stadium Fig. *H* werden die Sehnen durch die Drehung des Kopfes nicht länger wagerecht, sondern lotrecht gestellt und tragen von nun an eine große Zahl von langen kräftigen Kaumuskelfasern.

Das blinde Ende der Sehnen nimmt dieselbe Lage wie vorher ein, die Mündungen aber sind genau medial an die Innenseite der Mandibeln geschoben.

Die Sehneneinstülpungen bei *Chrysomela* münden zuerst am hinteren unteren Rand der Mandibeln und strecken sich als zwei dorso-ventral plattgedrückte Säckchen nach hinten. Dieselben erhalten später je zwei Ausstülpungen, die dorso-ventral übereinander liegen und an denen sich die Muskelfasern in radiärer Anordnung befestigen.

Im letzten Stadium der Embryonalentwicklung werden die Sehneneinstülpungen durch die Lageveränderungen der Mandibeln ganz innerhalb derselben geschoben und nehmen eine nahezu senkrechte Lage ein. Sie sind immer mit den oben erwähnten Ausstülpungen versehen, die jedoch nunmehr Seite an Seite liegen.

Über die Sehnen der Mm. extensores mandibulae ist nicht viel zu sagen. Sie sind bei *Eutermes* sehr winzig und stellen einfach eine kurze breite Einstülpung dar, die, wie bei *Formica* und *Chrysomela*, an der Außenseite der Mandibelbasis mündet. Die zugehörigen Muskeln sind sehr schwach entwickelt.

Die entsprechende Sehne ist bei *Formica* gut entwickelt und entsteht im Stadium Fig. *F* als eine ziemlich lange, englumige Bildung,

die, wie die Sehne der Mm. adductores mandibulae, gegen Ende der Embryonalzeit eine senkrechte Lage einnimmt.

An ihrem nach oben gerichteten Ende befestigen sich einige lange Muskelfasern, die in der unmittelbaren Nähe der zweiten Tentorialeinstülpung inserieren. Längsschnitte durch das Querstück des Tentoriums lassen auch die Sehnen der Mm. adductores und extensores mandibulae sehr gut hervortreten.

Die Sehne bei *Chrysomela* bietet nichts Bemerkenswertes dar.

3. Tracheensystem.

Die Entwicklung der Tracheen bietet bei den von mir untersuchten Insektenembryonen wenig von Interesse.

Bei *Eutermes* habe ich mich davon überzeugen können, daß Stigmaeinstülpungen in den zwei ersten Thoracal- und den acht ersten Abdominalsegmenten vorhanden sind. Es werden somit Tracheen sowohl im Kopf als im Metathorax vermißt, wie es schon Holmgren (08) gegen Hagen hervorgehoben hat.

Die Tracheen sind bei *Eutermes* erst nach der Umrollung zu sehen und stellen kurze, nahezu wagerechte Ectodermsäckchen ganz im oberen vorderen Rand der Pleura dar.

Sie zeichnen sich durch ihre tiefschwarz tingierten Zellkerne aus und liegen den gleichzeitig differenzierten Oenocyten auf oder sind von denselben umgeben.

Während der Embryonalzeit bleiben die Tracheeneinstülpungen sehr unentwickelt und treiben nur einige kurze Äste. Die definitive Entwicklung der Tracheen liegt somit postembryonal.

Bei den Orthopteren bilden sich die Tracheeneinstülpungen viel frühzeitiger aus, stülpen sich von unten ein und finden sich in den zwei letzten Thoracal- und den acht ersten Abdominalsegmenten, Heymons (95).

Das Tracheensystem der Ameisen ist bei allen prinzipiell in derselben Weise gebaut.

Die Stigmaeinstülpungen entstehen bei *Formica* gleichzeitig und etwas früher als Stadium Fig. *E* an der Ventralseite des Embryos. Sie befinden sich also anfangs ventral, werden aber beim Emporwachsen der Körperränder dorsal geschoben und befinden sich definitiv in der oberen Hälfte der Pleura.

Ihre Gesamtzahl beträgt, wie im allgemeinen unter den Insekten, jederseits zehn; sie liegen in den zwei letzten Thoracal- und den acht ersten Abdominalsegmenten, wo sie in derselben Höhe nahe am Vorderrand der Segmente münden.

Die Differenzierung der Tracheen erfolgt bei *Formica* sehr frühzeitig, indem von den Stigmasäckchen zwei Schläuche sprossen, von denen der eine nach innen, der andre nach außen und oben gerichtet ist. Beide sind an der Basis mit einer sackförmigen Erweiterung versehen; sie stellen die Hauptäste des Tracheensystems dar, und werden embryonal gut entwickelt, indem sie sich ventral und dorsal vom Darmkanal verbreiten und außerdem miteinander durch laterale Längsäste in Verbindung treten.

Zum Studieren der Entwicklung des Tracheensystems eignen sich am besten Embryonen von *Chrysomela*, indem man hier mit Vorteil auch Totalpräparate verwenden kann.

Die Stigmaeinstülpungen sind bei *Chrysomela* an Totalpräparaten als kuppelartige Erhebungen mit schlitzförmigen Öffnungen etwas nach oben und vor der Extremitätenbasis in denselben Segmenten wie bei den Ameisen zu finden.

Es gibt also jederseits zehn Stigmen, von denen das erste die übrigen an Größe bedeutend übertrifft.

An Querschnitten untersucht, zeigen sich die Stigmaeinstülpungen als nach innen gerichtete kurze Röhren, von denen sich die Tracheen in gewöhnlicher Weise bald differenzieren.

Während der Differenzierung der Tracheenäste geht das Stigma des dritten Thoracalsegmentes ganz verloren, wodurch jederseits nur neun Stigmen übrig bleiben.

Rudimentäre Stigmen, wie sie von WHEELER (89) bei *Doryphora* am ersten Thoracal- und am zehnten und elften Abdominalsegment beschrieben wurden, habe ich bei *Chrysomela* nicht observieren können.

4. Oenocyten.

Die Oenocyten, WIELOWIEJSKY (86) sind von mehreren Embryologen erwähnt und beschrieben worden. Ein historisches Resüme ist von HEYMONS (95) gegeben.

Nach GRABER (91), WHEELER (92) und HEYMONS (95) sind die Oenocyten nur in den acht ersten Abdominalsegmenten zu finden, was ich auch für *Formica* und *Chrysomela* habe bestätigen können. Doch hat HEYMONS (95) Oenocyten bei *Forficula* auch im elften tracheenlosen Abdominalsegment auffinden können und hebt dies gegen die Annahme GRABERS hervor, nach welcher die Oenocyten und Tracheentaschen aus einer gemeinsamen Anlage gebildet werden sollen. Embryonal habe ich nur die sogenannten großen Oenocyten beobachten können.

Eutermes.

Die Oenocyten treten bei *Eutermes* ziemlich spät, erst nach der Umrollung auf. Wie gewöhnlich sind sie durch ihre Größe ausgezeichnet und treten, wie oben erwähnt wurde, abdominal nur in den acht ersten Segmenten auf. Sie finden sich außerdem auch im letzten Thoracalsegment, obschon sie hier nur spärlich vertreten sind und sich keiner Stigmaeinstülpung anschließen, welches letztere auch gegen die Annahme Grabers spricht.

Sie werden alle aus dem Ectoderm differenziert, etwa an der Stelle, wo die Pleurae in die Tergiten übergeht. Hier bilden die Oenocyten kleine Anhäufungen von Zellen, in die die späteren Stigmaeinstülpungen von unten schräg nach oben eindringen. Die letzteren werden somit von den Oenocyten für gewöhnlich umgeben.

Eine Auflösung des Zellverbandes der Oenocyten findet sowohl bei *Eutermes* als bei *Formica* und *Chrysomela* nicht embryonal statt.

Formica.

Wie ich für *Eutermes* beschrieben habe, erscheinen die Oenocyten etwas früher als die Stigmaeinstülpungen, aber an einer Stelle, die hinter den letzteren gelegen ist.

In den späteren Embryonalstadien liegen sie in den Segmenten ziemlich dicht aneinander und bilden hier dorso-ventrale bandförmige Massen im Caudalteil der Segmente.

Chrysomela.

Die Entstehung und Lage der Oenocyten stimmt bei *Chrysomela* prinzipiell mit *Formica* überein.

5. Drüsen.

Labialdrüsen.

Eutermes.

Die Entwicklung der Labialdrüsen der Termiten ist noch nicht studiert worden. Dagegen ist der Bau derselben von Hagen (58), Holmgren (08) u. a. bei den Imagines ziemlich genau behandelt.

Untersuchen wir die Entwicklung der betreffenden Drüsen, so finden wir, daß sie erst nach der Umrollung deutlich differenziert sind und als zwei ectodermale Einstülpungen an dem inneren, hinteren Rand der zweiten Maxillen entstehen.

Die Drüseneinstülpungen werden bald an ihrem blinden Ende

mit mehreren Loben versehen und strecken sich nach oben und hinten lateral vom Kropf dicht an die Wände der Ursegmenthöhlen der zweiten Maxillen.

In späteren Stadien werden die Drüsenloben mächtiger ausgebildet und dehnen sich sowohl dorsal als ventral von dem vorderen Teil des Kropfes und hinteren Teil des Oesophagus aus.

Nach Holmgren (08) gibt es in den Drüsenloben zweierlei Zellen, deren Secret sich gegen gewisse Färbemittel verschieden verhält. Die Zellarten sollen aber wahrscheinlich nur verschiedene Altersstadien repräsentieren.

Ich habe an den Embryonen wenigstens beobachten können, daß die Drüsenzellen gegen Ende der Embryonalzeit zweierlei Kerne besitzen; die Drüsenloben sind dann von einer kleineren Zahl von Zellen mit großen, dunkel gefärbten Kernen und solchen mit kleinen, hellen Kernen, aufgebaut (Fig. 36, *spd*).

Die beiden Mündungen der Einstülpungen werden in den späteren Stadien der Embryonalentwicklung von den zweiten Maxillen bei der Lageveränderung derselben von hinten umfaßt und nach vorn geschoben.

Wenn später die Maxillen in der Medianlinie mit einander zur Bildung des Labiums verwachsen, münden die Drüsen noch paarig an der Unterlippe.

Die beiden Mündungen sind jedoch einander genähert und erhalten zuletzt durch eine Ectodermeinstülpung ein kurzes gemeinsames Endstück.

Die Entwicklung der Speichel, Labial-Drüsen stimmt bei *Eutermes* am besten mit derjenigen der Grylliden und Blattiden, Heymons (95), überein.

Formica.

Die Entwicklung der Labialdrüsen der Hymenopteren ist durch die Untersuchungen von Bütschli (70), Grassi (84), Carrière (90) und Carrière u. Bürger (97) ziemlich gut bekannt geworden. Die Funde der genannten Forscher habe ich im wesentlichen nur bestätigen können.

Die Drüseneinstülpungen sind somit bei *Formica* anfangs paarig und münden, wie bei *Eutermes*, zuerst am Hinterrand des zweiten Maxillensegmentes median von den noch knospenförmigen Maxillen. Von hier aus wachsen sie sehr rasch in die Länge nach hinten und strecken sich schon im Stadium Fig. *E*, Schema II, als zwei gerade Röhren mit scharf umschriebenem Lumen in das Abdomen hinein.

Im folgenden Stadium werden die Mündungen, wie ich es für

Eutermes beschrieben habe, nach vorn geschoben, indem die Maxillen des zweiten Maxillarsegmentes hinten von denselben zur Bildung der Unterlippe verwachsen.

Etwa gleichzeitig erhalten sie einen gemeinsamen Ausführungsgang, indem eine Ectodermpartie des betreffenden Segmentes sich nach innen stülpt.

Der Ausführungsgang ist anfangs, Fig. 38, etwas nach oben gerichtet, wird aber gegen Ende des Embryonallebens durch die Lageveränderung des Kopfes senkrecht gestellt (Schema II, Fig. *J*. vgl. Fig. 39). Gleichzeitig findet eine deutliche Differenzierung der Drüse statt. Der gemeinsame Ausführungsgang erhält nahe an der Mündung eine spindelförmige Erweiterung und streckt sich mit weitem Lumen und dicken Wänden nach oben bis etwa zur Grenze zwischen dem zweiten Maxillar- und ersten Thoracalganglion. Hier geht derselbe in die beiden Drüsenschläuche über, die nunmehr einen wellenförmigen Verlauf aufweisen.

Die Übergangsstelle ist sehr englumig. Nach hinten wird aber die Drüse stark erweitert, wodurch die thoracale Partie derselben eine sackförmige sehr weitlumige Bildung darstellt, die bei den Larven enorm entwickelt ist.

Der sackförmige Teil der Drüse ist vielleicht als ein Reservoir für das Drüsensecret aufzufassen, während der rohrförmige Abdominalteil die secretorische Partie repräsentiert.

Chrysomela.

Labialdrüsen werden bei *Chrysomela* allem Anschein nach vermißt. Dagegen ist eine Maxillardrüse wohl entwickelt und sei in diesem Zusammenhang behandelt. Dieselbe stellt eine paarige Bildung dar und mündet jederseits an der Außenseite der Basis der ersten Maxillen. Das Drüsenschläuchchen derselben ist zuerst schräg nach unten gegen die Medianlinie gerichtet, biegt dann nach hinten und verläuft ventrolateral von der Bauchganglienkette unter das Querstück des Tentoriums, um zuletzt etwas dorsal geschoben zu werden und am Ende des Stomodäums blind zu endigen.

In den letzten Stadien der Embryonalentwicklung werden die Drüsenmündungen etwas mehr cephal an die Außenseite der Maxillen geschoben.

Die Fontanelldrüse.

Eine Fontanelldrüse kommt nur *Eutermes* zu und erscheint erst während der Umrollung als eine kleine Zellanhäufung unmittelbar

hinter dem Gehirn, wo sie eine verdickte Partie der Hypodermis repräsentiert.

In der Mitte sind die Drüsenzellen am größten und gehen in der Peripherie unmittelbar in die kleinen, dunklen Hypodermiszellen über. Die Kerne sind wie die Zellen in die Länge gestreckt und liegen in der Mitte derselben.

Die Außenfläche erscheint an Längsschnitten wellenförmig, da die Drüsenzellen nach außen abgerundet sind. An der Innenfläche inserieren die Mm. retractores fontanelli, die im Stadium Fig. *P*, Schema I, fertig gebildet werden.

b. Entwicklung der mesodermalen Organsysteme.

1. Bildung der Cölomsäckchen und Segmentierung des Embryos.

1. *Eutermes.*

a. Kopf.

Die im Kapitel über die Bildung des unteren Blattes beschriebene »mesodermal plug«, Knower (1900), ist nur von kurzer Dauer, indem die Zellen derselben beim Längenwachstum des Embryos sich ziemlich gleichmäßig über die untere Fläche des Ectoderms verbreiten.

Eine Ausnahme macht nur eine schmale Randzone des Embryos, die vorn etwas breiter wird und zellfrei bleibt. Dieses Verhältnis wird in den folgenden Stadien beibehalten, was bedeutungsvoll ist, da dadurch das spätere Protocerebralsegment nahezu vollständig Zellen des unteren Blattes entbehrt; es gibt hier zwar einige Zellen, die indessen keineswegs zur Bildung einer Ursegmentplatte ausreichen können, sondern sicherlich in Blutzellen verwandelt werden.

Wenn der Embryo in das Stadium der Dorsalkrümmung eingetreten ist und somit U-förmig über dem hinteren Eipol liegt, finden wir am unteren Blatt, wie schon oben beschrieben wurde, die zwei inneren Keimblätter, das Meso- und Entoderm, deutlich differenziert.

Die mesodermalen Elemente zeichnen sich durch kleine, rundliche und dunkel gefärbte Kerne aus, während die der Entodermzellen in die Länge gestreckt sind und eine hellere Farbe besitzen (Fig. 42).

An medianen Sagittalschnitten tritt das Mesoderm als eine einfache Schicht von Zellen auf, die jedoch hinten übereinander gelagert sind und dadurch eine mehrschichtige Mesodermanhäufung hervorrufen. Dieselbe wird in mehreren Stadien unverändert beibehalten.

Auch die entodermalen Zellen scheinen hinten zahlreicher als vorn vertreten zu sein (Fig. 40, 41).

Schon im Stadium der Dorsalkrümmung bemerkt man, daß das Mesoderm am Vorderende des Embryos durch quere Grenzlinien in einige Segmente zerlegt ist.

Die Grenzlinien der Mesodermsegmente werden im Ectoderm ebenfalls durch ziemlich tiefe Einkerbungen markiert.

Wir finden somit, daß, wie gewöhnlich unter den Insekten, die Segmentierung des Embryos von vorn beginnt, und gleichzeitig im Meso- und Ectoderm zum Ausdruck kommt[1] (Fig. 40).

Wenn wir die Segmente des Kopfes studieren, finden sich in Fig. 41

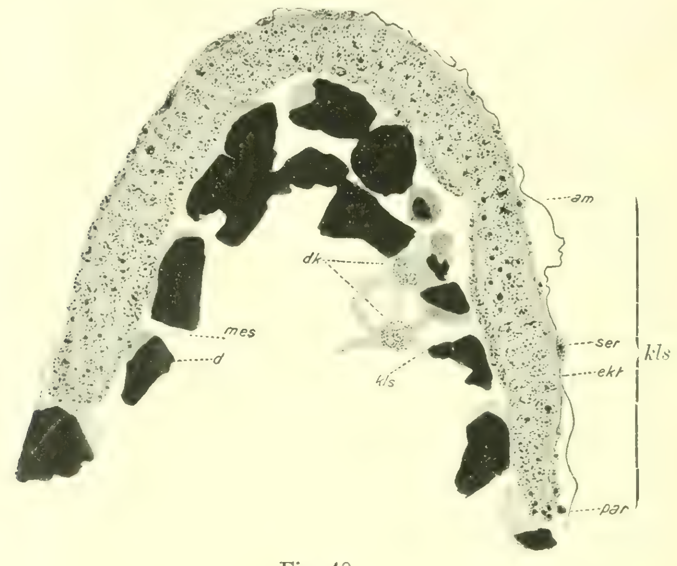


Fig. 40.

deren nur vier, obschon ihre Anzahl bei den Insekten sonst als sechs angegeben wird.

Es handelt sich aber hier nur um eine primäre Segmentierung, die später von einer sekundären abgelöst wird.

Das erste Segment der primären Segmentierung, Kopflappensegment, enthält drei der definitiven Segmente des Kopfes, nämlich die Proto-, Deuto- und Tritocerebralsegmente, wie unten näher ausgeführt werden soll, und ist sehr viel größer als die drei übrigen Segmente, Kiefersegmente, des Kopfes (Fig. 40, *kls*).

Im Kopflappensegment tritt in demselben Stadium eine seichte

[1] Vielleicht eilt die Segmentierung des Mesoderms etwas voraus. Ob auch das Entoderm segmentiert wird, läßt sich nicht entscheiden.

Einsenkung des Ectoderms auf, die die Anlage des Stomodäums repräsentiert.

Bei der weiteren Entwicklung stülpt sich die Stomodäalanlage in die Mitte des ersten Mesodermsegmentes hinein und wird ganz von Mesoderm bedeckt.

Die Mittelpartie des Mesoderms des Kopflappensegmentes liefert somit die mesodermale Hülle des Stomodäums, während der vordere Medianteil desselben in die durch die Stomodäaleinstülpung hervorgerufene Oberlippe gelangt (vgl. Fig. 35).

Erst nach dem Auftreten der Mundeinstülpung und der Oberlippe

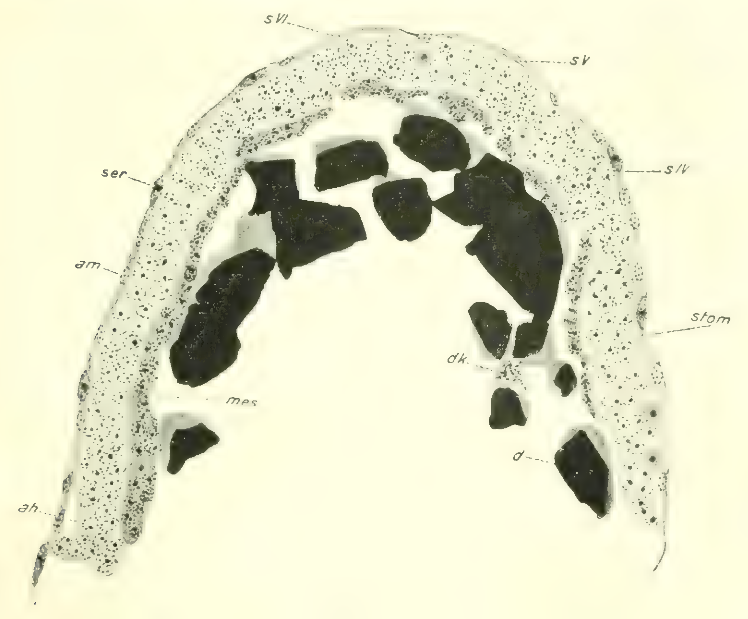


Fig. 41.

tritt in den lateralen Partien des Mesodermsegmentes eine Differenzierung ein.

Man bemerkt dann vorn im Mesoderm des Kopflappensegmentes ein Paar Cölomsäckchen mit dreieckigem Lumen, die median noch miteinander in Verbindung stehen und etwas lateral von der Stomodäaleinstülpung gelegen sind. Die beiden Cölomsäckchen stellen die Ursegmente des Deutocerebralsegmentes dar, da sie unmittelbar mit dem Mesoderm der kleinen knospenförmigen Antennen in Verbindung stehen.

Das Mesoderm des Deutocerebral-, Antennen, -segmentes geht in

das Mesoderm des Stomodäums und der Oberlippe unmittelbar über. Etwas nach hinten von der Stomodäaleinstülpung stellt das Mesoderm jederseits der Medianlinie eine solide Zellmasse dar, die mit der Visavis durch eine Schicht von Mesodermzellen unterhalb des Stomodäums verbunden ist.

Die beiden Mesodermanhäufungen repräsentieren unzweideutig die Ursegmente des Tritocerebralsegmentes, obschon eine Ursegmenthöhle nicht zum Ausdruck kommt. Sie sind also bei *Eutermes* wie bei den bisher untersuchten Insekten in gewissem Sinne rudimentär, wie dies HEYMONS (95) ausgesprochen hat (Fig. 34, *ust*).

Daß die beiden Mesodermanhäufungen zu dem Tritocerebralsegment gehören, läßt sich unschwer entscheiden, wenn die Ganglienpaare des Kopfes fertig gebildet werden. Wir finden dann das erste Paar in dem vordersten mesodermfreien Teil des Kopfes, der also als Protocerebralsegment, Augensegment, zu bezeichnen ist.

Das zweite Paar befindet sich, wie das erste, vor der Mundeinstülpung und in der unmittelbaren Nähe der etwas lateral von der Mundeinstülpung gelegenen Cölomsäckchen des Antennensegmentes und mag daher als Deutocerebrum bezeichnet werden. Das Segment stellt also das Deutocerebralsegment, Antennensegment, dar.

Das dritte Paar liegt lateral von der Mundeinstülpung und der Quercommissur verläuft unterhalb derselben, ganz wie die verbindende Zellschicht der beiden Ursegmente des Tritocerebralsegmentes.

Der Lage gemäß gehören das dritte Ganglienpaar, Tritocerebrum, und die beiden betreffenden Ursegmente unzweideutig demselben Segment, dem Tritocerebralsegment, an.

Die drei letzten Ganglienpaare des Kopfes stellen die Kieferganglien dar.

Durch das Entstehen der Cölomsäckchen des Deutocerebralsegmentes und der beiden Zellanhäufungen des Tritocerebralsegmentes nebst der gleichzeitigen Differenzierung der Cerebralganglien wird somit das vorher einheitliche Kopflappensegment in die drei definitiven Cerebralsegmente zerlegt, obschon noch median die Mesodermsegmente unmittelbar miteinander in Verbindung stehen. Dagegen sind die drei Ursegmente der Kiefersegmente überall wohl voneinander geschieden.

Es bleibt uns noch übrig zu besprechen, zu welchem der drei Cerebralsegmente die Stomodäaleinstülpung und die Oberlippe gehören.

Embryologisch kann ja diese Frage nicht ohne weiteres entschieden werden, da die Stomodaealeinstülpung und die Oberlippe früher als die sekundäre Segmentierung des Kopflappensegmentes erscheinen.

Anatomisch hat aber HOLMGREN (08) gezeigt, daß sowohl Stomodäum als Oberlippe bei den Termiten von den Ganglien des Tritocerebrums innerviert werden, d. h. daß die betreffenden Bildungen zum Tritocerebralsegment gerechnet werden müssen.

Wenn ich somit embryologisch nicht habe nachweisen können, daß das Stomodäum und die Oberlippe wirklich dem Tritocerebralsegment zuzurechnen sind, lehren doch meine Untersuchungen, daß sie keineswegs protocerebrale Bildungen sind, wie es HEIDER (89), WHEELER (93), CARRIÈRE (90), HEYMONS (95), CARRIÈRE u. BÜRGER (97) für verschiedene Insektenembryonen angenommen haben.

Als Beweis für die protocerebrale Lage des Stomodäums ist die rein postorale Lage der Antennenhöcker, Deutocerebralsegment, verwendet worden[1].

Es ist aber schon von HOLMGREN (08) mit Recht hervorgehoben, daß die Segmentgrenzen keineswegs quer über den Embryo verlaufen müssen, sondern daß sie sehr wahrscheinlich bogenförmig sind, wodurch das Antennensegment präoral zu liegen kommt. Der bogenförmige Verlauf der Segmentgrenzen geht auch unzweideutig aus den Abbildungen von CARRIÈRE u. BÜRGER (97) über *Chalicodoma*, Fig. XVI u. XVII, hervor.

Die tritocerebrale Lage des Stomodäums und der Oberlippe kann, wie ich glaube, als festgestellt betrachtet werden.

Die Segmentierung des Kopfes ist hier schematisch dargestellt:

Primäre Segmente	Sekundäre Segmente.
	a. Protocerebralsegment
1. Kopflappensegment	b. Deutocerebralsegment
	c. Tritocerebralsegment
2. Mandibelsegment	»
3. Maxillarsegment	»
4. Labialsegment	»

Die nach der sekundären Segmentierung des Kopfes entstandenen Segmente entsprechen völlig den von HOLMGREN (08) bei *Eutermes chaquimayensis* gefundenen.

b. Mittel- und Hinterkörper.

1. Mittelkörper.

Die Segmentierung des Mittelkörpers bietet bei *Eutermes* nichts Bemerkenswertes dar. Dagegen soll hier auf die Bildung der Cölom-

[1] Das Deutocerebralsegment ist allgemein als das zweite Kopfsegment betrachtet worden. Nur PATTEN, WHEELER und CARRIÈRE u. BÜRGER halten es für das dritte.

säckchen näher eingegangen werden, da im Mittelkörper die Vorgänge sehr viel deutlicher als im Kopf verlaufen.

Wir finden dann an Querschnitten durch die Segmentplatten des Mittelkörpers, daß die Zellen der Ursegmente in zwei voneinander hier und da gut abgegrenzten Schichten geordnet sind.

Die innere Schicht ist von kleineren Zellen mit länglichen hellen Kernen aufgebaut und stellt das Entoderm dar, das sich somit gut von den nach außen liegenden Mesodermzellen unterscheiden läßt (Fig. 42, *ent* u. *mes*).

In einem etwas späteren Stadium werden die beiden Hälften der Mesodermplatten lateral gelagert, obschon gleichwohl die Verbindung derselben in der Medianlinie anfangs nicht unterbrochen wird,

Die Verbindung geht aber alsbald verloren. Das Schicksal der medianen Zellen habe ich nicht bestimmt verfolgen können. Es scheint jedoch, als ob wenigstens ein Teil derselben einer lateralen Verlagerung unterworfen wäre, während andre wahrscheinlich zu Blutzellen werden.



Fig. 42.



Fig. 43.

Man bemerkt wenigstens, daß einige der betreffenden Zellen wie aufgelockert werden und in die Spalte zwischen Embryonalkörper und Dottermasse geraten. Für diese letztere Ansicht spricht sich auch Heymons (95) aus.

In demselben Stadium wölben sich die Extremitätenanlagen wie die Seitenteile der Ectodermsegmente buckelartig hervor und werden dabei von der Mesodermschicht der Ursegmentplatten ausgekleidet (Fig. 43).

Durch Einkrümmen der freien Ränder der Mesodermpartien werden die Ursegmenthöhlen in derselben Weise gebildet, wie es Heymons (95 u. 97) für die Blattiden und Apterygoten, *Lepisma*, beschrieben hat.

2. Hinterkörper.

Die Segmentierung des Hinterkörpers ist im Stadium Fig. *M*, Schema I, beendigt. Wir finden dann hier zwölf Segmente, von

denen das letzte die Analöffnung trägt und daher mit HEYMONS als Analsegment, Telson, zu bezeichnen ist.

Das Analsegment ist reichlich mit Mesoderm versehen, das jedoch größtenteils zur mesodermalen Hülle des Hinterdarmes aufgebraucht wird.

Wenn wir die übrigen Segmente des Hinterkörpers studieren, ergibt sich, daß die Cölomsäckchen in derselben Weise wie im Mittelkörper gebildet werden und daß sie alle mit wohl entwickelten Höhlen versehen sind.

Es ist dies eine interessante Tatsache, indem allgemein nur elf Segmente im Hinterkörper der Insekten angenommen werden, von denen das letzte die Mündung des Proctodäums und zwei kleine Mesodermanhäufungen ohne Cölom enthalten soll.

Gegen diese allgemeine Auffassung hat aber schon HEYMONS (95) hervorgehoben, daß bei den Dermaptera und Orthoptera hinter dem elften Segment des Hinterkörpers sich ein zwölftes, Ursegmente und Extremitäten entbehrendes Segment befindet, das als Analsegment (Telson der Crustaceen) bezeichnet worden ist, während das elfte Segment zwar Mesoderm enthält, für gewöhnlich aber ein Cölomsäckchenpaar entbehrt[1]. Eine Ausnahme macht nur *Phyllodromia*, wo ein Cölomsäckchenpaar im elften Segment ausgebildet ist.

In dieser Hinsicht stimmt somit *Eutermes* völlig mit *Phyllodromia* überein[2].

Ich glaube, daß das Vorhandensein und die Größe des zwölften Segmentes wie die Cölomsäckchen des elften Segmentes als primäre Eigenschaften der Termiten aufzufassen sind, wenn wir nämlich eine Abstammung der Termiten, Insekten, von mehrgliedrigeren Vorfahren voraussetzen.

Der Grund zur Ausbildung eines Cölomsäckchenpaares im elften Abdominalsegment liegt vielleicht darin, daß dieses Segment möglicherweise die Cerci trägt. Zwar gibt HOLMGREN (08) an, daß sie dem zehnten Segment zuzurechnen sind. Er hat jedoch nur Imagines studiert, bei denen die Segmentgrenzen verwischt sind. An älteren Embryonen scheinen sie Anhänge des elften Segmentes zu sein, obschon ich mich nicht bestimmt darüber auszusprechen wage.

Übrigens hat HEYMONS (95) feststellen können, daß die Cerci zu

[1] Auch die neu entdeckten *Myrientomata, Silvestri*, sollen zwölf wohl ausgebildete Abdominalsegmente besitzen.

[2] Von HOLMGREN (08) wurde das Fehlen der Cölomsäckchen des elften Abdominalsegmentes angegeben.

dem elften Segment bei den Dermapteren und Orthopteren gehören, obschon nur bei *Phyllodromia* ein Cölomsäckchenpaar in demselben Segment entwickelt ist.

Dem Termitenembryo kommen somit im ganzen 21 Segmente zu; von ihnen sind im Abdomen elf mit einem Cölomsäckchen- und einem Ganglienpaar versehen, während das letzte, Analsegment, nur undifferenziertes Mesoderm enthält und ein Ganglienpaar entbehrt.

Das Ganglienpaar des elften Segmentes ist nur wenig entwickelt und wird nach Holmgren (08) gegen Ende der Embryonalzeit rückgebildet. Ich habe diese Angabe Holmgrens nur bestätigen können, mit der Modifikation jedoch, daß das Ganglienpaar des elften Abdominalsegmentes nicht eigentlich rückgebildet wird, sondern sich nur mit den Ganglien der Abdominalsegmente 10, 9, 8 und 7 in einer Masse vereinigt.

2. *Formica.*

Wie schon oben beschrieben wurde, wird bei *Formica* das untere Blatt durch Versenkung und Abschnürung eines Medianfeldes der Keimscheibe gebildet.

Das dadurch in dem unteren Blatte entstandene Lumen geht alsbald verloren, ohne später wieder zum Vorschein zu kommen.

Nach Beendigung der frühzeitig beginnenden Differenzierung des unteren Blattes fängt das Mesoderm an, sich im Spaltraum zwischen dem Ectoderm des Embryos und dem fertig gebildeten Mitteldarmepithel lateral zu verbreiten. Währenddessen ordnen sich die Zellen des Mesoderms in zwei Schichten, die lateral ineinander übergehen.

In diesem Stadium beginnt die Segmentierung, die prinzipiell in derselben Weise wie bei *Eutermes* verläuft[1]. Die Zahl der Mesodermsegmente aber beträgt bei *Formica* im ganzen nur 19, von denen das erste auf das Deutocerebralsegment, das letzte auf das elfte Abdominalsegment kommt.

Die Bildung der Cölomsäckchen erfolgt in etwas andrer Weise als bei *Eutermes.*

Wir finden somit, wie schon oben erwähnt wurde, daß das Mesoderm und also auch die späteren Mesodermsegmente zweischichtig geworden sind (Fig. 44, *mes*).

Die Spalte zwischen den beiden Schichten tritt nicht scharf hervor, läßt sich aber mit Immersionssystemen gut entdecken. Soweit meine

[1] Nach Carrière u. Bürger (97) soll bei *Chalicodoma* das Mesoderm schon bei der Versenkung des Medianfeldes der Keimscheibe segmentiert werden.

Beobachtungen ausreichen, stellt jedoch die Spalte nicht das wieder auftauchende Lumen des unteren Blattes dar, bildet aber etwas später lateral die Höhlen der Cölomsäckchen.

In folgendem Stadium schwinden die Zellen der Innenschicht der Mesodermsegmente median. Sie werden zuerst blasenförmig aufgetrieben, erhalten rötlich gefärbte Einschlüsse und geraten zuletzt in den spaltenförmigen Hohlraum zwischen dem Mesodermsegment und dem Mitteldarmepithel, wo sie degenerieren und zugrunde gehen. Auch in den übrigen Teilen der inneren Mesodermschicht sind solche degenerierende Zellen einzeln zu sehen.

In der oben beschriebenen Weise wird das Mesodermsegment median einschichtig; lateral dagegen sind wie vorher zwei Schichten vorhanden, von denen jedoch die innere ein Plattenepithel bildet, während die äußere von kubischen Zellen aufgebaut ist (Fig. 44).



Fig. 44.

Das Plattenepithel wird aber bald ebenfalls in ein kubisches verwandelt. Gleichzeitig machen sich einige Veränderungen in den Lateralpartien der Mesodermsegmente bemerkbar, indem die innere Schicht derselben in eine mediane und eine laterale Partie gespaltet wird, die sich voneinander losmachen.



Fig. 45.

Die laterale Partie wächst mit freiem Rande etwas nach der Medianlinie oberhalb der Medianpartie, die ihrerseits lateral hervordringt und mit dem freien äußeren Rande an die vorherige Übergangsstelle der beiden Schichten der Mesodermsegmente stößt und verlötet wird, während der Innenrand bis zur Medianlinie des Embryos hervordringt.

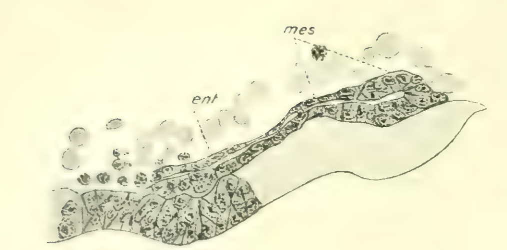


Fig. 46.

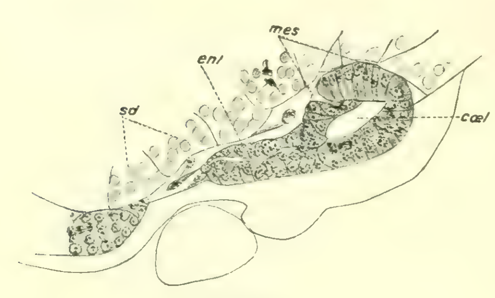


Fig. 47.

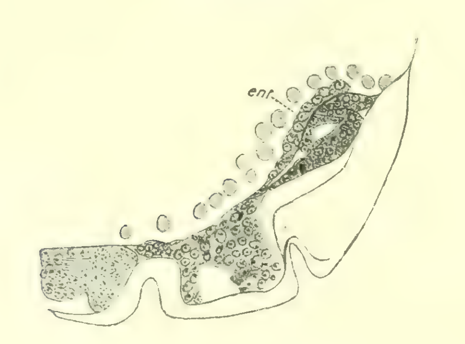


Fig. 48.

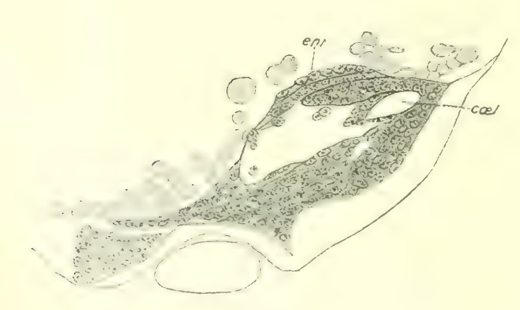


Fig. 49.

Die oben erwähnte Spalte weitet sich aus und stellt von nun an eine deutliche Ursegmenthöhle dar, die seitlich dorsal von zwei übereinander gelagerten Zellschichten begrenzt wird (Fig. 45).

Cölomsäckchen werden in denselben Segmenten wie bei *Eutermes* vermißt.

Zwischen den Säckchen eines Paares sind in der Medianlinie keine Mesodermzellen mehr zu sehen. Sie sind alle degeneriert und zugrunde gegangen. Vielleicht werden einige derselben wie bei *Eutermes* in Blutzellen verwandelt.

Die Gesamtzahl der Segmente beträgt bei *Formica* 20, von denen nur das letzte ein Ganglienpaar entbehrt.

3. *Chrysomela.*

Die Segmentierung und Bildung der Cölomsäckchen bietet bei *Chrysomela* nichts Bemerkenswertes dar, sondern stimmt prinzipiell mit denselben Vorgängen bei *Eutermes* und *Formica* überein. Fig. 46—49 stellen verschiedene Stadien der Bildung der Cölomsäckchen bei *Chrysomela* dar.

Eine Segmentierung des Mesoderms tritt erst

nach der Differenzierung des unteren Blattes ein, dagegen nicht vor der Entstehung desselben, wie es HEIDER (89) für *Hydrophilus* angegeben hat. Dagegen macht sich sehr frühzeitig eine Zerlegung des Embryos in Kopf, Mittel- und Hinterkörper bemerkbar.

Im ganzen sind bei *Chrysomela* 18 Segmente vorhanden, von denen das letzte, Analsegment, wie gewöhnlich ein Ganglienpaar entbehrt und nur undifferenziertes Mesoderm enthält. Cölomsäckchen werden außerdem im Tritocerebralsegment vermißt.

Die Existenz eines Tritocerebralsegmentes, Vorkiefersegmentes, wurde von HEIDER (89) bei *Hydrophilus* verneint.

(Allgemeines über die Segmentierung und die Bildung der Cölomsäckchen.)

Über das zeitliche Auftreten der Segmentierung im unteren Blatte sind zwei verschiedene Auffassungen ausgesprochen worden.

Wie oben erwähnt wurde, geben CARRIÈRE u. BÜRGER (97) für *Chalicodoma* und KOWALEWSKY (71) und HEIDER (89) für *Hydrophilus* an, daß die Segmentgrenzen schon vor dem Losmachen des unteren Blattes in demselben zum Ausdruck kommen, was ich bei den von mir untersuchten Insekten nicht habe bestätigen können.

Wenn das untere Blatt von dem Ectoderm abgeschnürt und in Meso- und Entoderm differenziert ist, beginnt die Segmentierung, indem das Mesoderm von vorn nach hinten in Segmente zerlegt wird, wie es scheint etwas früher als sich die Segmentgrenzen im Ectoderm bemerkbar machen.

Ob auch das Entoderm segmentiert wird, habe ich nicht entscheiden können; ich halte es jedoch für unwahrscheinlich, da ich nichts derartiges beobachtet habe.

Die Segmentierung ist von Anfang an definitiv, d. h. es werden keine primären Hauptabschnitte, Macrosomiten, gebildet, die dann sekundär in die definitiven zerlegt werden.

Eine primäre Segmentierung wird jedoch von AYERS (84) bei *Oecanthus*, GRABER (88 u. 90) bei *Lima* und *Stenobothrus* und NUSBAUM (89) bei *Meloe* angegeben, was jedoch durch spätere Untersuchungen von HEIDER (89) bei *Hydrophilus*, HEYMONS (95) bei den Dermaptera und Orthoptera nicht bestätigt werden konnte.

Von einer primären Segmentierung müssen wir natürlich diejenigen Fälle unterscheiden, wo die drei Körperabschnitte sehr früh voneinander abgegrenzt werden, wie es für *Chrysomela* oben erwähnt wurde. Es scheint, als ob die von KOULAGUINE (92) für *Platygaster* angegebene primäre Segmentierung sich auf ähnliches beziehen ließe.

Eine Ausnahme von der Regel macht nur der Kopfabschnitt bei den von mir untersuchten Insekten, indem das primäre Kopflappensegment sekundär in die drei Cerebralsegmente zerlegt wird.

Von den Cerebralsegmenten ist das Tritocerebralsegment gewissermaßen rudimentär, da hier Cölomsäckchen vermißt werden, und das Mesoderm nur zwei Zellanhäufungen bildet. Bei den Pterygoten entbehrt dasselbe auch der Extremitäten, während bei den Apterygoten Extremitätenanlagen an dem Tritocerebralsegment embryonal auftreten, Wheeler (93), Folsom (1900), oder auch postembryonal beibehalten werden, Uzel (97).

Von besonderem Interesse ist, daß das Stomodäum und die Oberlippe nach den anatomischen Untersuchungen von Holmgren (08) von dem Tritocerebralganglienpaare aus innerviert werden. Wir sind daher berechtigt, Stomodäum und Oberlippe als tritocerebrale Bildungen aufzufassen, dagegen nicht als protocerebrale, wie im allgemeinen angenommen wird. Ich habe ja auch embryologisch nachweisen können, daß die betreffenden Bildungen wenigstens nicht zu dem Protocerebralsegment gehören.

Betreffs der Anlage der Oberlippe soll dieselbe nach den Angaben früherer Forscher unpaarig sein, während andre sich für eine paarige Anlage derselben aussprechen.

Es scheint mir aber, als ob beide Möglichkeiten nicht ausgeschlossen wären, indem ich, wie Holmgren (08), bei den Termiten sicher eine unpaare Anlage der Oberlippe gefunden habe, während bei den Ameisen die Oberlippe schon frühzeitig an der Spitze eine tiefe Einkerbung erhält, was vielleicht auf das Entstehen aus einer paarigen Anlage hindeutet.

Bekanntlich betrachtet Carrière (90) die Oberlippe als das verschmolzene Extremitätenpaar des ersten Cerebralsegmentes, eine Auffassung, die nicht von Heymons (95) geteilt wird, da die Oberlippe zwischen den Hälften des Nervensystems entsteht.

Wenn wir auch diese Einwendung Heymons nicht unbedingt zu akzeptieren brauchen, da es sich wohl um sekundäre Verschiebungen der eventuellen Gliedmaßen handeln kann, will ich hier darauf aufmerksam machen, daß die Innervierung der Oberlippe von den Tritocerebralganglien bei den von mir untersuchten Insekten sehr leicht zu verfolgen ist, und daß weiter die Oberlippe nicht als das Gliedmaßenpaar des Tritocerebralsegmentes betrachtet werden kann, da bei mehreren Apterygoten das betreffende Segment wirkliche Extremitäten trägt.

Soweit ich habe beobachten können, läßt sich die Höhle der Cölomsäckchen bei *Formica*, *Camponotus* und *Chrysomela* nicht auf das Lumen des unteren Blattes zurückführen, wie es Carrière (90) für *Chalicodoma* und Heider (89) für *Hydrophilus* meinen.

Die Schwierigkeit, diese Frage zu entscheiden, wird aber etwas geringer, wenn wir uns der Tatsache erinnern, daß die Bildung der Cölomsäckchen bei *Eutermes* in einer andern Weise als bei den oben erwähnten Insekten erfolgt, und daß somit bei *Eutermes* das Lumen der Cölomsäckchen nicht von dem Lumen des unteren Blattes hergeleitet werden kann.

Ebenfalls ist darauf aufmerksam zu machen, daß bei den Termiten ein Lumen des unteren Blattes vermißt wird, indem sich hier das untere Blatt durch Immigration bildet. Die Möglichkeit ist aber keineswegs ausgeschlossen, daß ein Lumen in der Tat vorhanden ist, aber latent wird und bei der Bildung des Lumens der Cölomsäckchen keine Rolle spielt, indem ja dieselbe durch Einkrümmung der freien Ränder der Mesodermplatten erfolgt.

Ich glaube daher mit Graber (90) und Heymons (95) ausdrücken zu können, daß eine Entstehung des Cöloms bei den Insekten von dem Lumen des unteren Blattes sehr fraglich erscheint.

2. Gefäßsystem.

Dorsalgefäß.

Über die Entstehung des Dorsalgefäßes ist nicht viel zu sagen, da es nach dem zuerst von Korotneff (83) für *Gryllotalpa* gegebenen Schema entwickelt wird.

Da aber noch keine Angaben für die von mir untersuchten Insekten in der Literatur vorliegen, soll hier die Entwicklung desselben eine kurze Beschreibung finden.

Eutermes.

Bei *Eutermes* werden die Cardioblasten zur Zeit der Umrollung in den dorsalen Wänden der Ursegmente differenziert und unterscheiden sich von den übrigen Mesodermzellen durch hellere Kerne und eine größere Menge von Plasma.

Während der weiteren Entwicklung krümmen sich die Cardioblasten etwas halbmondförmig ein und bilden jederseits die untere Begrenzung der lateralen Blutlacunen, deren Wände übrigens nach außen von der provisorischen Rückenhülle, dem früheren Amnion,

nach innen von einem plasmatischen Fortsatz des Mitteldarmepithels gebildet werden (Fig. 60, *blk, am*).

Wenn in den folgenden Stadien die Körperränder zum definitiven Rückenverschluß dorsal wachsen, werden auch die beiden lateralen Blutlacunen in der dorsalen Medianlinie miteinander vereinigt und bilden in dieser Weise das Lumen des Dorsalgefäßes, dessen Wände von den sich begegnenden Cardioblastenreihen allein aufgebaut werden.

Gleichzeitig rücken auch die dorsalen Abschnitte der Cölomsäckchen empor, verlöten median unterhalb des Dorsalgefäßes und stellen zusammen das Pericardialseptum dar. In dem letzteren differenzieren sich kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen spärliche Muskelfasern, die die Flügelmuskulatur repräsentieren.

Seitengefäße des Dorsalgefäßes habe ich ebensowenig wie HOLMGREN (08) beobachten können.

Formica.

Die Cardioblasten sind wie bei *Eutermes* durch helle Kerne und reichliches Plasma ausgezeichnet; dagegen krümmen sich die Cardioblastenreihen nicht halbmondförmig ein, sondern stellen im Querschnitt ein rundliches Zellklümpchen dar, das die lateralen Blutlacunen unten begrenzt. Die letzteren stehen miteinander dorsal in unmittelbarer Verbindung und bilden somit zusammen einen hufeisenförmigen Blutsinus, dessen Außenwand von der provisorischen Rückenhülle, dessen Innenwand größtenteils von dem schon fertig gebildeten Mitteldarmepithel repräsentiert wird (Fig. 50, *cbl*, Fig. 63).

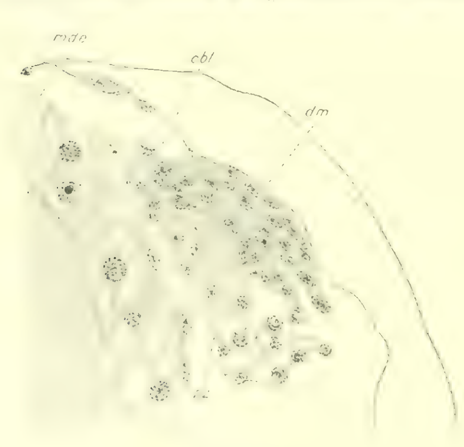


Fig. 50.

Wenn die definitiven Körperränder dorsal zu wachsen beginnen, nehmen die Cardioblasten eine längliche Form an und werden übereinander geordnet.

Das Dorsalgefäß und das Pericardialseptum bilden sich übrigens in der für *Eutermes* angegebenen Weise.

Das Lumen des Gefäßes ist im Thorax rundlich, im Abdomen

abgeplattet und in den letzten Stadien der Embryonalentwicklung mit degenerierenden Zellen gefüllt, die von der provisorischen Rückenhülle stammen, wie ich es näher im Kapitel über die Embryonalhüllen behandelt habe.

Das Dorsalgefäß öffnet sich von oben her in die Aorta cephalica.

Chrysomela.

Wie bei *Formica* sind hier die Cardioblasten zuerst rundlich und werden erst später in die Länge gestreckt. Die lateralen Blutlacunen sind ganz von Dotterballen eingenommen und werden erst, wenn die Cardioblastenreihen einander dorsal begegnen und mit den oberen Rändern verlöten, von diesen letzteren befreit. Dabei werden die zwischen den Cardioblastenreihen noch befindlichen Dotterballen nach unten gedrängt.

Übrigens bietet die Entwicklung des Dorsalgefäßes bei *Chrysomela* nichts Bemerkenswertes dar, sondern erfolgt prinzipiell nach dem oben beschriebenen Schema.

Aorta.

Die Entwicklung der Aorta cephalica soll hier speziell für *Eutermes* und *Formica* beschrieben werden, da hier die Verhältnisse besonders klar liegen und bei *Chrysomela* prinzipiell dieselben wie bei *Eutermes* und *Formica* sind.

Eutermes.

Die Aorta cephalica wird hier, wie es Heymons für die Orthoptera und Dermaptera beobachtet hat, ganz aus den Cölomsäckchen des Antennensegmentes gebildet. Dieselben strecken sich beträchtlich in cephalo-caudaler Richtung und werden gleichzeitig dorsal geschoben.

Die verdünnten Wände der Cölomsäckchen verhalten sich dabei verschieden (Fig. 20, *acoel*).

Vorn werden die Außenwände einfach aufgelöst, während dagegen die Innenwände sich nähern, und mit den Rändern verlöten, um eine rohrförmige Bildung, die Aorta cephalica, aufzubauen. Hinten werden dagegen die Außenwände beibehalten und die Innenwände tragen hier nicht in derselben Weise zur Bildung der Aorta bei, indem sie den Oesophagus zwischen sich fassen.

Die Aorta befindet sich dorsal vom Oesophagus und liegt dem Nervus zwischen dem Ganglion oesophagi und ventriculi auf. Nach

vorn reicht sie bis zum hinteren Rand des Syncerebrums und steht hier mit dem Raum unterhalb desselben in offener Kommunikation.

Formica.

Wie bei *Eutermes* werden die Cölomsäckchen des Antennensegmentes allmählich in zwei dünnwandige Bildungen umgewandelt, deren Lumen an Querschnitten die Form eines Dreiecks besitzt.

In den folgenden Stadien werden die Außenwände der Säckchen aufgelöst, während gleichzeitig die Innenwände sich halbmondförmig einkrümmen und seitlich das Stomodäum umfassen. Dann erfolgt die Verlötung der Ränder der Innenwände dorsal und ventral vom Stomodäum, das somit in ein Rohr eingeschlossen wird, das die Aorta cephalica repräsentiert.

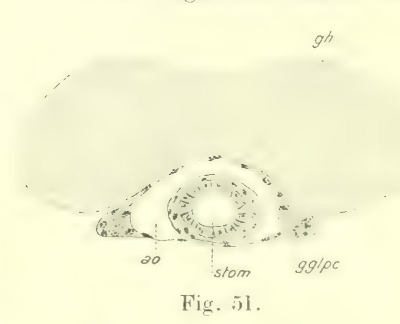


Fig. 51.

Hier nimmt das Stomodäum eine exzentrische Lage ein und liegt der ventralen Wand der Aorta dicht an, wodurch das Lumen derselben halbmondförmig erscheint (Fig. 51, *ao*).

3. Paracardialer Zellstrang.

Unter diesem Namen ist eine zuerst von Heymons (95) bei *Forficula* beobachtete, streng segmentale Bildung beschrieben, die lateral von dem Dorsalgefäß gelegen ist und aus der Mitte des ventralen Teils der somatischen Ursegmentwände stammen soll.

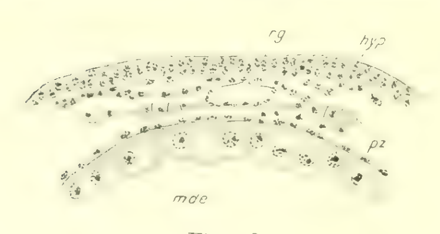


Fig. 52.

Der paracardiale Zellstrang ist somit mesodermal und zeichnet sich durch die Größe der Zellen und die hellen Kerne derselben aus. Er findet sich noch bei erwachsenen Tieren, tritt aber dann nicht so deutlich hervor.

Später haben auch Carrière u. Bürger (97) bei *Chalicodoma* wie ich bei den Ameisen ganz dieselbe Bildung wiederfinden und die Entstehungsweise derselben bestätigen können (Fig. 52, *pz*).

4. Suboesophagealkörper.

Der Suboesophagealkörper ist eine unter den Insekten ziemlich allgemeine Bildung und u. a. von WHEELER (93), HEYMONS (95), SCHWARZE (99) und SCHWANGART (04) bei verschiedenen Insektenordnungen beschrieben.

Nach HEYMONS scheint der Körper vorzugsweise ein embryonales Organ zu sein, das später zugrunde geht und somit nicht bei den vollausgebildeten Insekten vorkommt. Die Larven von *Gryllus* und den Blattiden sollen jedoch eine Ausnahme machen, während HOLMGREN (08) den Suboesophagealkörper zumal bei den Geschlechtstieren der Termiten gefunden hat, wie später gezeigt wird.

Betreffs der Entstehung des Suboesophagealkörpers vermutete schon WHEELER, daß derselbe von dem Mesoderm des Tritocerebral-, Paraglossensegments, stamme, was später von HEYMONS bestätigt wurde.

Anderseits sind NUSBAUM u. FULINSKI (06, 09), die wie HEYMONS *Phyllodromia* und *Gryllotalpa* untersuchten, der Meinung, daß der Körper aus der vorderen Entodermanlage hervorgeht; ähnliches deutet auch SCHWANGART an.

Für *Eutermes* kann ich nur mit WHEELER und HEYMONS hervorheben, daß der Suboesophagealkörper aus dem Mesoderm des Tritocerebralsegmentes gebildet wird. Die Differenzierung beginnt median und schreitet von da an lateral vor, indem schon im Stadium Fig. *L* die kleinen dunklen Kerne der Mesodermzellen größer und heller werden.

Die definitive Entwicklung des Suboesophagealkörpers während des Embryonallebens tritt erst nach der Umrollung ein.

Die Seitenpartien werden stark vergrößert und lappig und stehen durch eine mediane Brücke ventral vom Oesophagus miteinander in Verbindung. In den Seitenpartien treten Vacuolen und große, intensiv gefärbte Ballen auf, die wie in einem hyalinen Plasma eingebettet liegen, da jetzt die Zellgrenzen fast überall verschwunden sind.

Ähnliche Veränderungen haben auch NUSBAUM u. FULINSKI (09) bei *Gryllotalpa* beobachtet.

Die definitive Lage des Suboesophagealkörpers wird erreicht, wenn die Seitenpartien desselben nach oben geschoben werden und dabei sich an die stark verdünnten Wände des Cölomsäckchenpaares des Antennensegmentes von unten her befestigen (Fig. 20, *sack*).

Hier stoßen sie nach vorn an die Ganglia postcerebralia, während sie hinten in der unmittelbaren Nähe der Speicheldrüsen liegen (Fig. 37).

Betreffs der physiologischen Bedeutung des Suboesophagealkörpers

glaubt Heymons annehmen zu können, daß der Körper die Aufgabe hat, dem Blute gewisse Stoffe zu entziehen und daß er in dieser Hinsicht die im Kopf fehlenden Pericardialzellen ersetzt. Dafür spricht ja auch die Lage an den Wänden des ersten Cölomsäckchenpaares, das später die Aorta cephalica bildet und das Blut zum Kopfe führt. Vielleicht sind die oben genannten stark tingierten Ballen als solche dem Blut entnommene Stoffe anzusehen.

Es ist nun auch bemerkenswert, daß bei den Geschlechtstieren der Termiten, vor allem bei den alten Königinnen, der Suboesophagealkörper enorm entwickelt wird. Die starke Entwicklung desselben steht vermutlich mit der oben erwähnten Funktion im Zusammenhang, da die starke Fütterung der Geschlechtstiere einen stärkeren Stoffwechsel bedingt, wodurch natürlich auch die Excretstoffe an Menge zunehmen.

Der Suboesophagealkörper ist von Holmgren (08) als Corpora allata bezeichnet; die beiden Bildungen sind jedoch unzweideutig identisch, was wohl aus der Lage zwischen den Ganglia postcerebralia und den Speicheldrüsen hervorgeht. Dieselbe Lage der Suboesophagealkörper ist auch von Wheeler und Heymons beobachtet worden.

Nach Holmgren sind die Corpora allata bei den jungen Geschlechtstieren »beinahe kreisrunde Körper, in denen die Zellkerne peripherisch liegen, und in denen die Zellenkörper centralwärts in radiierenden Fädchen ausgezogen sind, welche mit Nervenfasern Ähnlichkeiten aufweisen« (l. c. 206). Bei der alten Königin sind dagegen die Kerne im Körper zerstreut und die Fäden verdickt.

5. Geschlechtsorgane.

Die Entwicklung der Geschlechtsorgane habe ich nur oberflächlich und allein bei den Isoptera studiert, indem durch die starke dorsale Krümmung der Hinterpartie des Ameisen- und *Chrysomela*-Embryos die Anlage der Geschlechtszellen und der Ausführungsgänge der Organe sich einer sicheren Untersuchung entziehen.

Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei den vollgebildeten Termiten ist zuletzt von Holmgren (08) durch Studien an *Leucotermes tenuis* dargelegt worden.

Die Ovarien sind wie gewöhnlich unter den Insekten dorsal gelegene langgestreckte Bildungen, die mit dem Pericardium des Dorsalgefäßes verbunden sind.

Die Oviducte sind nahezu senkrecht gestellt und münden paarig in die breite Gelenkhaut zwischen der siebenten und achten Sternitplatte.

An derselben Stelle münden auch eine Samenkapsel und eine dem Genitalapparat zuzurechnende Drüse.

Die männlichen Geschlechtsorgane wurden an *Eutermes rotundiceps* untersucht. Die Testes sind von einer kleinen Anzahl Testesröhrchen aufgebaut, die in ihren feinen Spitzenteilen von den entsprechenden Teilen der Ovarialröhrchen nicht unterschieden werden können.

Diese Ähnlichkeit zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen ist nach HOLMGREN als eine sehr alte Eigenschaft zu betrachten.

Von den Testes leiten die Vasa deferentia nahezu senkrecht und endigen median in eine gemeinsame Samenblase, die mit einem kurzen Ductus ejaculatorius an der Spitze des Penis mündet. Das letztere Organ findet sich zwischen dem neunten und zehnten Abdominalsternit.

Betreffs der Entwicklung der Geschlechtszellen bei den Embryonen ist von vornherein zu bemerken, daß die Anlage derselben erst während der Umrollung als Verdickungen in einigen der visceralen Cölomsäckchenwände des Abdomens auftritt.

Die Geschlechtszellen sind noch nicht von den übrigen mesodermalen Zellen differenziert. Dies trifft erst nach beendigter Umrollung zu, wobei sie gleichzeitig ihre definitive Ausbildung während des Embryonallebens erreichen.

Die späte Differenzierung der Genitalzellen bei den Termitenembryonen ist besonders gegen die Verhältnisse bei den Dermaptera und Orthoptera hervorzuheben, indem hier die Differenzierung derselben nach HEYMONS (95) ungemein frühzeitig zustande kommt und zwar öfters von einer als Geschlechtsgrube bezeichneten Vertiefung am Hinterende der Keimscheibe.

Wenn wir Serien von Querschnitten durch einen Embryo nach beendigter Umrollung studieren, finden wir die Cölomsäckchen dorsal geschoben und im ventro-lateralen Teil der Cölomsäckchen des ersten Abdominalsegmentes eine kleine Anhäufung von Zellen, die die vordere Spitze der Geschlechtsorgane repräsentiert. Nach hinten nimmt die Anhäufung an Größe zu und die Zellen derselben ordnen sich radiär. Im fünften bis zum achten Segment des Abdomens bemerken wir außerdem, daß in der Mitte einer jeden Anhäufung sich einige Zellen mit großen hellen Kernen differenziert haben. Diese letzteren Zellen stellen die Geschlechtszellen dar und sind von den umgebenden gewöhnlichen Mesodermelementen, die wohl später beim Weibchen das Follikelepithel und beim Männchen die epitheliale Hülle der Hodenbläschen liefern, gut geschieden (Fig. 60, *gz*).

Die Geschlechtsdrüsen strecken sich somit in dem Stadium nach der Umrollung von dem ersten bis zum achten Abdominalsegment, obschon nur in den hinteren der betreffenden Segmente Geschlechtszellen ausgebildet werden. Auch in den intersegmentalen Strecken werden natürlich Genitalzellen vermißt, wodurch hier die Organe eine verschmälerte Partie aufweisen.

Die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen werden allem Anschein nach aus den Wänden der Cölomsäckchen gebildet, obschon die Entstehung derselben nicht genau beobachtet werden konnte.

Nach Heymons (95) sollen es eben die visceralen Wände von einigen der Ursegmente sein, die die Ausführungsgänge liefern.

Jedenfalls stellen die Gänge der Geschlechtsdrüsen bei den Termiten zwei sehr schmale, solide Stränge dar, die von dem achten Ursegment nach unten scharf umbiegen und sich an ihre definitiven Ausmündungsstellen befestigen, ohne jedoch mit ampullenartigen Bildungen zu enden, wie es Wheeler (93) und Heymons (95, 97) für Dermaptera und Orthoptera angegeben haben.

Die betreffenden Ampullen sind von den genannten Forschern als Terminalampullen bezeichnet worden und sollen nach Heymons aus den ventralen Partien der Cölomsäckchen für gewöhnlich sowohl in dem zehnten als in dem siebenten Abdominalsegment hervorgehen, und die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen somit gegabelt sein.

In späteren Embryonalstadien werden beim Weibchen die Ampullen des zehnten Segmentes nebst dem zugehörigen Stück des Ausführungsganges, beim Männchen dieselben Teile des siebenten Abdominalsegmentes aufgelöst, wodurch die Gabelung schwindet und die von nun an einfachen Ausführungsgänge in das siebente bzw. zehnte Segment des Abdomens münden. Eine Ausnahme macht nur *Forficula*, wo die Ausmündungsstelle bei beiden Geschlechtern im zehnten Abdominalsegment liegt.

Die Beobachtungen Holmgrens über die Mündungsstellen der Ausführungsgänge bei den Termiten stimmen somit, wenn *Forficula* ausgenommen wird, gut mit denjenigen Heymons (95) überein.

Soweit ich bei den Embryonen habe beobachten können, hat der Ausführungsgang immer denselben Verlauf und endigt in demselben Abdominalsegment, was ja darauf hindeuten sollte, daß eine Differenzierung in verschiedene Geschlechter nicht embryonal stattfindet oder daß alle untersuchten Embryonen desselben Geschlechtes sind. Im letzteren Fall handelt es sich allem Anschein nach um männliche In-

dividuen, da ja der Ausführungsgang noch im achten und neunten Abdominalsegment gut zu verfolgen ist.

Schon oben wurde erwähnt, daß die Termiten Terminalampullen entbehren. Auch eine Gabelung der Gänge findet nicht statt, wodurch sich die Termiten in dieser Hinsicht einfacher als die Dermaptera und Orthoptera verhalten.

In den späteren Stadien der Embryonalentwicklung rücken die Geschlechtsdrüsen noch mehr dorsal und erreichen gleichzeitig mit dem Rückenverschluß ihre definitive Lage.

Eine Erklärung des Emporrückens der Sexualdrüsen hat schon HEYMONS (92) für *Phyllodromia* teils in der Wucherung des Fettkörpergewebes, die die Drüsen in die Höhe heben soll, teils auch in dem Mitziehen der Drüsen beim Wachstum der Körperränder nach oben, gegeben.

Unzweideutig spielt das Emporwachsen der Körperränder bei der Lageverschiebung der Drüsen eine Rolle, da die letzteren durch einen von dem dorso-lateralen Abschnitt der Cölomsäckchen gebildeten Aufhängeapparat an den Rändern des Körpers gleichsam befestigt werden.

Dagegen halte ich es wenigstens bei den Termiten für unwahrscheinlich, daß die Wucherung des Fettkörpergewebes einen Einfluß auf die Lage der Sexualdrüsen ausüben sollte, da das betreffende Gewebe immer schwach entwickelt bleibt.

Am bemerkenswertesten bei der Entwicklung der Sexualorgane der Termiten scheint mir der Umstand zu sein, daß die Sexualdrüsen von den acht ersten Cölomsäckchen des Abdomens gebildet werden. Dies muß wohl als ein primäres Verhältnis betrachtet werden, das die Termiten in dieser Hinsicht als die primitivsten der Pterygoten erscheinen läßt.

6. Fettkörper, Blutzellen.

Die Entwicklung des Fettkörpergewebes stimmt bei den von mir untersuchten Insektenembryonen mit den Resultaten HEYMONS (95) prinzipiell überein und bedarf daher keiner näheren Beschreibung. Dasselbe trifft auch für die Entstehung der Blutzellen zu.

Paracyten.

Als Paracyten hat HEYMONS (95) gewisse Zellen bezeichnet, die bei den Orthoptera und Dermaptera sich von dem Embryo speziell vorn und hinten losmachen und in den Dotter gelangen. Hier sollen sie degenerieren und zugrunde gehen, ohne am Aufbau des Embryos teil-

zunehmen. Die Degenerationserscheinungen sind für die Paracyten besonders charakteristisch und machen dadurch die Paracyten leicht kenntlich.

Paracyten sind von mehreren Forschern beobachtet und beschrieben worden, obschon ihre Bedeutung und ihr weiteres Schicksal noch fraglich erscheint.

Die verschiedenen Ansichten betreffs der Paracyten sind schon von HEYMONS (95) genügend dargelegt worden. Er selbst glaubt annehmen zu können, daß die Paracyten degenerierende Körperzellen sind, »welche keinem bestimmten „Keimblatte" und keiner bestimmten Gewebspartie allein als solcher angehören« (l. c. 82).

Paracyten sind später von GIARDINA (98) bei *Mantis*, SCHWARZE (99) und SCHWANGART (04) bei Lepidoptera, NOACK (01) bei *Musca* und FRIEDERICHS (06) bei Coleoptera wiedergefunden. Allgemein wird angenommen, daß die Paracyten von dem Embryo stammen; doch hat SCHWANGART nicht entscheiden können, ob sie nicht von Dotterzellen gebildet werden, die sich den Keimstreifen anschließen. Eine Degeneration derselben wurde jedenfalls nicht beobachtet.

Bei den von mir untersuchten Insektenembryonen treten Paracyten besonders zahlreich bei den Termiten auf, in einem Stadium, wo sich die Amnionhöhle geschlossen hat und der Embryo in die Länge zu wachsen beginnt (Fig. 25). Sie finden sich dann in der ganzen Peripherie des Embryos, besonders aber am Hinterende desselben, wo sie sich zahlreich losmachen und unter den charakteristischen Degenerationserscheinungen in den Dotter gelangen, um hier in den folgenden Stadien spurlos zugrunde zu gehen, ohne somit am Aufbau des Embryonalkörpers teilzunehmen.

Daß sie vielleicht von den »Dotterzellen« stammen sollten, halte ich für ausgeschlossen, da die letzteren sich sehr wohl von den Paracyten unterscheiden lassen und Übergangsformen ganz vermißt werden. Dagegen ist es schwieriger zu bestimmen, ob die Paracyten von einem gewissen Keimblatt gebildet werden oder nicht.

Für die Termiten ist zu bemerken, daß die Paracyten gleichzeitig mit der Bildung und Differenzierung des unteren Blattes gebildet werden, wodurch sie entweder von dem Ectoderm des Embryos stammen sollten und somit als ectodermal anzusehen wären, oder sie gehören, dem unteren Blatt an und können vielleicht als entodermale oder mesodermale Zellen bezeichnet werden.

Ähnlichen Schwierigkeiten begegnen wir auch bei *Chrysomela*, wo die Paracyten speziell hinten in der Nähe der Proctodäaleinstülpung

zum Vorschein kommen. Sie sind hier wie bei *Eutermes* gebaut, werden aber oft durch Vacuolen im Plasma blasenartig aufgetrieben.

Paracytenähnliche Zellen kommen auch im Ectoderm des Embryos vor und gehen hier allem Anschein nach zugrunde, ohne erst in den Dotter zu gelangen.

Paracyten, wie sie bei *Eutermes* und *Chrysomela* vorkommen, werden bei den Ameisen vermißt.

Abteilung VI.

1. Entwicklung des Darmkanals.

a. Vorder- und Hinterdarm.

1. Stomodäum.

a. *Eutermes.*

Die erste Anlage des Stomodäums tritt bei *Eutermes* sehr frühzeitig auf, wenn der Embryo in das Stadium der Dorsalkrümmung eingetreten ist und also U-förmig über dem Hinterpol der Dottermasse liegt. Die ersten Segmentplatten sind schon differenziert (Fig. 41).

Die Stomodäaleinstülpung befindet sich gerade gegenüber der Ursegmentplatte des Kopflappensegmentes und wird dadurch bei der weiteren Entwicklung von Anfang an mit derselben bekleidet.

Wenn später das Stomodäum in die Länge wächst, wird die bekleidende Zellschicht an dem blinden Ende desselben immer dünner, um zuletzt, wie es scheint, zu schwinden. Ähnliches ist auch unter den nahestehenden Orthoptera und Dermaptera von HEYMONS (95) beschrieben.

Ich will aber darauf aufmerksam machen, daß ich an meinen Präparaten bisweilen Bilder beobachtet habe, die darauf hindeuten, daß es nur die mesodermalen Elemente des unteren Blattes sind, die von dem blinden Ende des Stomodäums abgedrängt werden, und daß das blinde Ende des Vorderdarmes fortwährend nach innen von einem Plattenepithel bedeckt ist, das sicherlich als Entoderm angesehen werden kann, da dasselbe mit dem hinten liegenden Plattenepithel des Mitteldarmes unmittelbar in Verbindung steht und ganz dasselbe Aussehen besitzt[1]. Ja, es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß es eben dieses Plattenepithel sein kann, das später noch mehr verdünnt wird und das von HEYMONS (95) als »vordere Grenzlamelle« bezeichnete Plattenepithel liefert, das jedoch nach HEYMONS ectodermal ist.

[1] Vergleiche unten die Ergebnisse von NUSBAUM und FULINSKI (06) bei *Phyllodromia*, S. 187.

Darauf deuten wenigstens mehrmals die Zellen des Stomodäalbodens hin, indem sie zur Zeit der Umrollung voneinander weichen, wodurch zuletzt der Boden der Stomodäaleinstülpung wie von einer Plasmaschicht aufgebaut ist[1]. Das weitere Schicksal der Grenzlamelle soll näher im Zusammenhang mit der Mitteldarmbildung behandelt werden.

Die vordere Grenzlamelle ist erst nach der Umrollung ausgebildet.

In demselben Stadium findet eine lebhafte Differenzierung in dem distalen Teil des Stomodäums statt, wodurch Kropf, Kaumagen und Proventiculus entstehen, während der proximale Teil im wesentlichen unverändert bleibt und den Oesophagus repräsentiert, der im Innern drei schwache Längsfalten erhält.

Der Kropf wird embryonal stark erweitert und stellt zuletzt eine ziemlich langgestreckte dünnwandige Blase dar.

Kaumagen und Proventriculus gehen allem Anschein nach aus einer einheitlichen Anlage hervor.

Der Kaumagen ist durch mehrere Faltenbildungen ausgezeichnet, die vorn nur in Zweizahl vorkommen und von der Dorsalseite entspringen. Mehr nach hinten finden wir dagegen sechs regelmäßige Falten, die das Lumen des Kaumagens beträchtlich einengen und postembryonal chitinisiert werden, Holmgren (08).



Fig. 53.

Der Proventriculus bildet sich in der Weise aus, daß die ectodermalen Wände der distalen Stomodäalpartie in die Länge wachsen und dabei um die freien Ränder der bekleidenden Mesodermschicht nach vorn biegen (Fig. 53, *pv*).

Wir erhalten dadurch eine Ringfalte des Ectoderms, die bald sehr scharf ausgeprägt wird und rohrförmig in dem Lumen des späteren Mitteldarmes hervorspringt.

Die Falte wird innen von dem bekleidenden Stomodäalmesoderm gestützt, das hier zuletzt in zwei Blätter gespalten wird, von denen das äußere nach hinten in die Mesodermschicht des Mitteldarmes übergeht, während das innere sich vorn in das Mesoderm des Kaumagens und Kopfes fortsetzt (Fig. 54).

[1] Vielleicht sind die Grenzlamellen sowohl von ecto- als entodermalen Zellen aufgebaut.

Das Lumen des Proventriculus wird stark von drei völlig gleichen Längsfalten verdrängt (Fig. 55).

Im Stadium Fig. *Q*, Schema I, sind die verschiedenen Abschnitte des Vorderdarmes gut differenziert. Der weitlumige Kropf befindet sich in dem betreffenden Stadium im Thorax des Embryos oberhalb der beiden ersten Thoracalganglien. Unmittelbar nach hinten folgt dann der Kaumagen mit sechs und der Proventriculus mit drei Falten. Die von Holmgren (08) als Collum bezeichnete verschmälerte Partie zwischen Kaumagen und Proventriculus scheint somit nicht embryonal deutlich ausgebildet zu sein.

Die Bezeichnung Proventriculus, die ich mit Holmgren (08) für den distalen Abschnitt des Vorderdarmes verwandt habe, ist für die



Fig. 54. Fig. 55.

Termiten nicht zulässig, da es sich hier um keinen echten Proventriculus handelt, wie bei den Hymenopteren, Ameisen.

Der Proventriculus der Ameisen ist scharf gegen den Mitteldarm abgegrenzt und ausschließlich ectodermal. In dem Lumen desselben springt rohrförmig die sogenannte Valvula cardiaca hervor, die auch dem Ectoderm des Stomodäums entstammt (Fig. 61, *pv*, *vc*).

Bei den Termiten dagegen finden wir nur die ectodermale Valvula cardiaca wieder, während die dieselbe umfassende Epithelwand dem entodermalen Mitteldarm entstammt und keineswegs scharf gegen die Hinterpartie des betreffenden Darmabschnittes abgesetzt ist.

Die Ähnlichkeit ist somit mit Ausnahme von der Valvula cardiaca eine nur topographische.

2. Proctodäum.

Vergleichen wir die Entwicklung des Stomodäums mit derjenigen des Proctodäums, so ergibt sich, daß das letztere sehr viel später zum

Vorschein kommt, nachdem die Krümmungen des Schwanzteiles beendigt sind, Stadium Fig. *L*, Schema I.

Wie das Stomodäum, ist auch das Proctodäum anfangs ganz von Zellen des unteren Blattes umgeben, indem der ectodermale Hinterdarm in diejenige Partie desselben eingestülpt wird, die die sogenannte Caudalkrümmung von oben her bedeckt und als Caudalplatte zu bezeichnen ist. Die Platte gehört größtenteils dem letzten, zwölften, Abdominalsegment an.

Das Mesoderm am blinden Ende des Proctodäums schwindet allmählich, während der Boden der Hinterdarmeinstülpung in eine einschichtige Lamelle, die hintere Grenzlamelle, ausgeplattet wird.

Die hintere Grenzlamelle ist, wie die vordere, erst nach der Umrollung ausgebildet und kann auch in derselben Weise wie die vordere gedeutet werden.

Die weitere Entwicklung des Proctodäums unmittelbar vor und nach der Umrollung besteht nur im Längenzuwachs. Erst dann tritt eine Differenzierung ein.

Da aber immer das Wachstum in die Länge fortschreitet, muß sich das Proctodäum in Windungen und Schlingen legen, die die Untersuchung etwas schwieriger machen.

Nach Holmgren (08) lassen sich am Hinterdarm der Termiten fünf Abschnitte unterscheiden, die ich jedoch an den Embryonen nicht deutlich habe wiederfinden können.

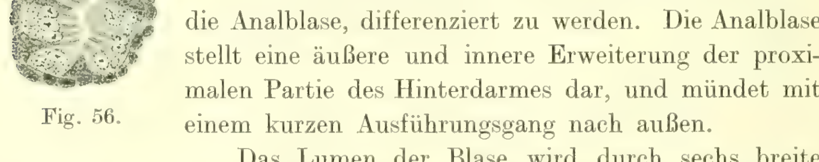




Fig. 56.

Am frühesten scheint der letzte, fünfte, Abschnitt, die Analblase, differenziert zu werden. Die Analblase stellt eine äußere und innere Erweiterung der proximalen Partie des Hinterdarmes dar, und mündet mit einem kurzen Ausführungsgang nach außen.

Das Lumen der Blase wird durch sechs breite Längsfalten eingeengt, die im Apicalteil von hohen Epithelzellen mit großen hellen Kernen aufgebaut sind. Basal und zwischen den Falten sind dagegen die Zellen niedrig und besitzen kleinere und dunkle Kerne (Fig. 56).

Betreffs der Bedeutung der ersteren Zellen deuten ihre großen Kerne darauf hin, daß sie, wie von Holmgren (08) angenommen wurde, secernierend sind. Er hält es für möglich, daß diese Zellen bei der Bereitung des proctodäalen Futters eine Rolle spielen.

Die übrigen Abschnitte des Proctodäums sind embryonal histologisch wenig voneinander abgesetzt und zeichnen sich wenigstens in der distalen Partie durch einige Längsfalten aus.

b. *Formica.*

Die ectodermale Partie des Darmkanals der Ameisen ist embryonal einfach gebaut, indem erst postembryonal eine scharfe Differenzierung stattfindet. Wir können daher Stomo- und Proctodäum im Zusammenhang behandeln.

Wie gewöhnlich entstehen beide als ectodermale Einstülpungen, die hier aber etwa gleichzeitig hervortreten. Sie weichen in dieser Hinsicht von *Eutermes* ab, wo ja die Entstehung des Proctodäums sehr verspätet war.

Die Einstülpungen entwickeln sich rasch, wobei besonders das Stomodäum in die Länge wächst und stets in der Entwicklung vorauseilt, während das Proctodäum immer sehr viel kleiner bleibt.

Wie bei *Eutermes* werden die betreffenden Darmabschnitte anfangs von Mesoderm bekleidet, das dem ersten bzw. letzten Mesodermsegment entstammt.

Wenn das blinde Ende des Stomodäums gegen die schon fertig gebildete Mitteldarmwand stößt, ist hier die Mesodermschicht verschwunden, wobei nur die Ectodermschicht des Stomodäums mit dem entodermalen Mitteldarmepithel verlötet wird.

Etwas später trifft dasselbe für das Proctodäum zu.

Bei der weiteren Entwicklung des Stomodäums wird die Ectodermwand am blinden Ende desselben kuppelförmig aufgetrieben und dadurch einschichtig. Gleichzeitig bildet sich an der Basis der Kuppel eine Ringfalte aus.

Die einschichtige Wand des Stomodäums kann unschwer als vordere Grenzlamelle bezeichnet werden, wenn damit eine einschichtige Ectodermmembran gemeint wird, die von dem Boden des Stomodäums stammt und eine Zeitlang einen Abschluß des Vorderdarmes nach hinten bewirkt.

Dagegen können wir nicht von einer vorderen Grenzlamelle in dem Sinne reden, daß dieselbe einen Abschluß gegen das Mitteldarmlumen bilden sollte, indem bei *Formica* nach Verlötung des Vorder- und Mitteldarmes die Zellen an der Verlötungsstelle auseinander weichen, wodurch eine offene Kommunikation zwischen den betreffenden Darmpartien hergestellt wird.

Die Ränder des Stomodäums gehen somit unmittelbar in die Wände des Mitteldarmes über.

Wie im allgemeinen unter den *Hymenoptera aculeata* wird dagegen

eine Verbindung zwischen Proctodäum und Mitteldarm embryonal nicht erreicht.

Die Ringfalte an der Basis der durchbrochenen Kuppel wird in folgenden Stadien stark vertieft und dringt nach hinten als die oben erwähnte Valvula cardiaca hervor. Die ringförmige Basalpartie der ectodermalen Kuppel umfaßt dieselbe und ist scharf von dem Mitteldarm abgegrenzt.

Wir finden somit bei den Ameisen einen sowohl morphologisch als topographisch wohl differenzierten Proventriculus wieder.

Die Valvula cardiaca der Ameisen ist im Verhältnis zu derjenigen bei *Eutermes* etwas verschiedenartig gebaut. Es fehlen somit hier im Innern die drei Längsfalten, die ich oben für *Eutermes* beschrieben habe. Auch sind die beiden Blätter derselben nicht von dem stomodäalen Mesoderm gestützt (Fig. 57).



Fig. 57.

In dem proximalen Teil des Vorderdarmes finden sich vier nicht immer deutliche Längsfalten. Dieselben werden vor dem Proventriculus etwas unregelmäßig, was vielleicht auf die Anlage eines Kropfes hindeutet.

Bekanntlich besitzen die Ameisen eine solche Partie des Vorderdarmes, die jedoch nicht embryonal zum Ausdruck kommt.

Wie oben erwähnt wurde, ist das Proctodäum sehr kurz und bildet weiter keine Windungen oder Schlingen.

Im Stadium Fig. *F*, Schema II, tritt die Anlage der Analblase in der Mitte des Hinterdarmes auf und stellt zuletzt eine dünnwandige Bildung dar, die deutliche Drüsenzellen und Falten entbehrt. Nur sind die Zellen an den Mündungen der Blase nach vorn und hinten etwas höher und succulenter als die übrigen. Der Ausführungsgang ist ziemlich lang und weist nichts Bemerkenswertes auf.

Die Lageveränderungen des Vorder- und Hinterdarmes gehen ohne weiteres aus den schematischen Abbildungen verschiedener Stadien hervor.

Über die Entwicklung und Differenzierung der ectodermalen Abschnitte des Darmkanals bei andern Hymenopteren liegen nur wenige Angaben vor.

Nach Carrière u. Bürger (97) wird allem Anschein nach ein echter

Proventriculus bei *Chalicodoma* vermißt, obschon wir hier übrigens dieselben Verhältnisse wie bei den Ameisen wiederfinden können, denn auch Carrière u. Bürger geben an, daß sich die Zellen des Stomodäalbodens stark abplatten, um eine einfache Schicht zu bilden.

Diese scheinbare Grenzlamelle soll sich dann dicht an die von den Dotterzellen um den Dotter provisorisch gebildete Hülle legen und bald zerreißen, wonach das Vorderdarmepithel unmittelbar in das definitive Mitteldarmepithel übergeht.

Meiner Auffassung nach ist aber das von Carrière u. Bürger als provisorisch angegebene Epithel tatsächlich das definitive, das dem unteren Blatt entstammt, während das definitive bei *Chalicodoma*, denjenigen extraembryonalen Zellen entspricht, die bei *Camponotus* von oben her das Mitteldarmepithel umwachsen, wie ich es näher im Kapitel über die Mitteldarmbildung bei *Camponotus* beschrieben habe.

c. *Chrysomela.*

Die Entwicklung des Vorder- und Hinterdarmes bei *Chrysomela* stimmt prinzipiell mit derjenigen bei *Eutermes* und den Ameisen überein.

Wie bei *Eutermes* bildet sich hier eine vordere Grenzlamelle, die gegen Ende der Embryonalzeit zerreißt; es wird somit eine offene Kommunikation zwischen Vorder- und Mitteldarmlumen bewirkt, wodurch Koagulat in das Vorderdarmlumen austreten kann (Fig. 58).

Die hintere Grenzlamelle wird dagegen bis zum Ausschlüpfen der Embryonen beibehalten. Die beiden Grenzlamellen sind bei *Chrysomela* allem Anschein nach ectodermal, obschon nicht ausgeschlossen ist, daß einige Entodermzellen den Grenzlamellen anliegen können.

Die Differenzierung des Stomodäums in verschiedenen Abschnitten tritt ziemlich spät auf und führt zur Bildung des Oesophagus, des Kropfes und des Proventriculus.

Der Oesophagusteil streckt sich von der rundlichen Buccalhöhle etwas nach hinten von der Supraoesophagealcommissur, und ist durch drei dorsale und drei ventrale Längsfalten ausgezeichnet. Die betreffenden Falten sind anfangs sehr niedrig; kurz vor dem Ausschlüpfen werden sie aber stark vergrößert und verdrängen größtenteils das Oesophageallumen.

In späteren Embryonalstadien wird die betreffende Partie des Vorderdarmes mit Chitin ausgekleidet, das wenigstens vorn behaart ist.

Der distale Teil des Stomodäums ist anfangs blasig aufgetrieben und mit glatten Wänden versehen. Bald aber strecken sich einzelne

Zellen in die Länge und bilden zahlreiche, ziemlich dicht zusammenstehende Zotten oder zackenartige Haufen, die dem distalen Teil des Vorderdarms ein charakteristisches Aussehen verleihen.

Die zottentragende Partie erhält später etwa in der Mitte eine tiefe Einschnürung und wird dadurch in zwei Abteilungen zerlegt. Die vordere derselben befindet sich etwa an der Grenze zwischen Kopf und Thorax und ist nebst dem hinteren zusammen wohl als Kropf zu bezeichnen. In dem distalen Teil des Kropfes werden die Zotten vermißt.

Die Ectodermwand des Vorderdarmes wächst hier um den freien Rand des Stomodäalmesoderms nach vorn, wodurch eine von Mesoderm gestützte Ringfalte gebildet wird, wie ich es für *Eutermes* oben beschrieben habe.

Die Ringfalte bleibt immer wenig tief und ragt daher kaum in das Lumen des Mitteldarmes hinein. Sie ist als Valvula cardiaca zu bezeichnen und stellt somit, wie bei *Eutermes*, den allein vorhandenen Teil eines echten Proventriculus dar (Fig. 58).



Fig. 58.

In den spätesten Embryonalstadien bemerkt man, daß die Valvula cardiaca innen stark gefaltet, und die Öffnung zum Mitteldarm somit sehr viel enger wird.

Die Entstehung des Hinterdarmes erfolgt bei *Chrysomela* etwas später als die des Vorderdarmes. Das Längenwachstum ist ziemlich stark, wodurch mehrere Windungen und Schlingen hervorgerufen werden.

Im Innern bilden sich sechs große Falten aus, die anfangs solid sind, dann aber ein spaltförmiges Lumen erhalten und unregelmäßig werden.

Die Analblase mündet mit einem kurzen Gang nach außen.

b. Mitteldarm.

1. *Eutermes.*

Wie schon oben beschrieben wurde, stellt das Entoderm nach der Differenzierung des unteren Blattes eine Schicht von Zellen dar, die oberhalb des Mesoderms gelegen sind und von den mesodermalen Elementen durch ihre länglichen hellen Kerne sich wohl unterscheiden lassen (Fig. 42).

In den folgenden Stadien treten die Segmentgrenzen im Ecto- und Mesoderm scharf hervor, während allem Anschein nach das Entoderm unsegmentiert bleibt und somit als eine zusammenhängende Zellschicht beibehalten wird.

Wenn später die Mesodermsegmente sich in zwei Hälften spalten, die lateral gelagert werden, trifft ähnliches auch für die entodermale Zellschicht zu, die nach der Bildung der Cölomsäckchen an der Dorsalseite der späteren Darmmuskelschicht derselben, also zwischen Cölomsäckchen und Dottermasse jederseits der Medianlinie, anzutreffen ist (Fig. 59). Vergleiche HEYMONS (95) Fig. 84.

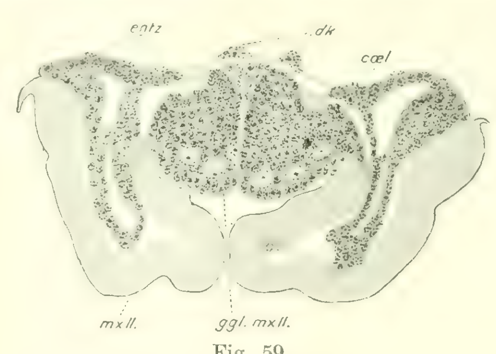


Fig. 59.

Die Epithel- und die Muskelschicht des Mitteldarmes sind miteinander innig verbunden und strecken sich von den lateralen Cölomsäckchen als zwei übereinander gelagerte Lamellen gegen die Medianlinie des Embryos, wo sie noch mit freiem Rande endigen (Fig. 59).

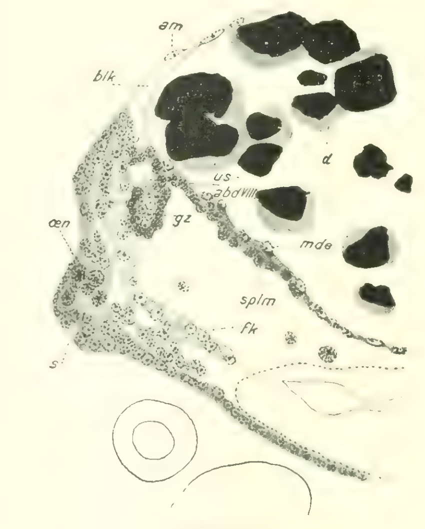


Fig. 60.

Während und unmittelbar nach der Umrollung des Embryos nähern sich die Ränder der Lamellen und werden median miteinander verlötet. Es ist dabei zu bemerken, daß die Verlötung von vorn nach hinten schreitet und daß zuerst nur die Entodermlamellen vereinigt werden (Fig. 60, *mde*).

Wenn wir in einem etwas späteren Stadium Längs- und Querschnitte studieren, stellt das Mitteldarmepithel nebst der Muskelschicht an der Ventralhälfte der Dottermasse gleichsam eine Hängematte dar,

die vorn und hinten zwischen den blinden Enden des Vorder- und Hinterdarmes, lateral zwischen den Außenwänden der bereits nahezu aufgelösten Cölomsäckchen ausgespannt ist.

In der Hängematte befindet sich die Dottermasse, die dorsal provisorisch von der serösen Hülle und dem Amnion bedeckt wird.

Die Muskelschicht des Mitteldarmes geht vorn und hinten in diejenige des Vorder- und Hinterdarmes unmittelbar über (Fig. 53) und zeigt keine Spur mehr von einer Segmentierung. Es läßt sich daher in späteren Stadien der Embryonalentwicklung nicht entscheiden, wieviel Segmente am Aufbau der betreffenden Schicht Anteil nehmen.

Auch an jüngeren Embryonen sind die Verhältnisse unklar, obschon wenigstens die drei Thoracal- und die sechs ersten Abdominalsegmente in Betracht kommen können.

An der Ventralfläche des Mitteldarmes bemerkt man hier und da Zellen, die sicherlich den Mesodermsegmenten entstammen und dem Mitteldarm wie angeheftet erscheinen.

Wie die Mesodermzellen im allgemeinen, so sind auch sie mit kleinen dunklen Kernen versehen und andern Zellen, die im Raum zwischen Mitteldarmwand und Bauchganglienkette ziemlich zahlreich vertreten sind und wohl die »Blutzellen« des Embryos liefern, vollkommen ähnlich.

Auch dorsal vom Mitteldarm sind schon in einem früheren Stadium zahlreiche Elemente zu sehen, die im Dotter eingebettet sind und die »Dotterzellen« repräsentieren.

Wie schon vorher hervorgehoben wurde, handelt es sich nicht um Zellen, sondern um Kerne, die bei der Furchung im Dotter zurückgelassen wurden. Sie sind also als Dotterkerne zu bezeichnen.

Die Dotterkerne werden schon in einem früheren Stadium beträchtlich vermehrt, indem sie sich wahrscheinlich direkt teilen. Ich habe wenigstens niemals Mitosen beobachten können.

Speziell finden sich die Dotterkerne zahlreich gegen die Peripherie des Dotters geschoben, wo sie durch ihre Größe und scharf gefärbte Chromatineinschlüsse sofort die Aufmerksamkeit auf sich lenken.

Mit der Vermehrung der Dotterkerne scheint die Auflösung der Dotterballen rascher vor sich zu gehen, indem in der nächsten Umgebung der Kerne mehrere blaß gefärbte Kugeln liegen, die hier und da in kleinere Teile zerfallen. Übrigens scheinen auch jetzt die Zellen des Mitteldarmepithels an der Auflösung des Dotters teilzunehmen, indem der peripherische Teil des Dotters zerbröckelt erscheint.

Wenn die Körperränder zur Bildung des definitiven Rückens emporwachsen, um miteinander von vorn und hinten in der dorsalen Medianlinie verlötet zu werden, rücken auch die Ränder des Mitteldarmepithels nebst der Muskelschicht desselben nach oben und begegnen sich median und dorsal.

In dieser Weise wird ein allseitig geschlossener Mitteldarm gebildet, der vorn und hinten durch die vordere und hintere Grenzlamelle gegen Stomo- und Proctodäum abgegrenzt ist.

In den folgenden Stadien wird der ziemlich langgestreckte Mitteldarm beträchtlich verkürzt, um sich dann wieder stark in die Länge zu strecken.

Der Mitteldarm wird dabei in Schlingen gelegt und nahezu rechtwinklig zur Medianlinie des Embryos orientiert.

Bemerkenswert ist, daß schon während der Verkürzung des Mitteldarmes die Dotterkerne größtenteils sich dicht an das Darmepithel legen, sich abgrenzen und allem Anschein nach eine Zellschicht bilden.

Wir erhalten somit innerhalb des eigentlichen Darmepithels noch eine Zellschicht, die von großen kubischen Zellen aufgebaut ist und deren Kerne die vorherigen Dotterkerne repräsentieren.

Ganz dieselben Verhältnisse finden wir nach Heymons (95) bei *Gryllus* wieder. Auch bei *Periplaneta* ordnen sich die »Dotterzellen« an der Innenseite des Darmepithels ohne jedoch eine zusammenhängende Zellschicht zu bilden.

Sowohl bei *Eutermes* als bei *Gryllus* wird die betreffende Zellschicht embryonal beibehalten, während die entsprechenden Zellen bei *Periplaneta* schon frühzeitig zugrunde gehen.

An einem medianen Sagittalschnitt durch den Mitteldarm kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen lassen sich drei Schichten im Mitteldarm ohne Schwierigkeit unterscheiden (Fig. 61, *splm*, *mde*, *dz*).

Nach außen befindet sich die Darmmuskelschicht mit kleinen dunklen Zellkernen; dann folgt das entodermale Darmepithel, das sich sofort an seinen hellen spindelförmigen Kernen erkennen läßt.

An demselben Sagittalschnitt tritt noch die Schicht derjenigen Zellen, deren Kerne den Dotterkernen entstammen, als der mächtigste Zellverband des Mitteldarmes hervor. Sie stellt somit den dritten Zellverband des Mitteldarmes dar.

Das Lumen des Mitteldarmes wird zuletzt von einem sehr dünnen Plattenepithel ausgekleidet, dessen Zellen mit länglichen hellen Kernen versehen sind und den Zellen der dritten Zellschicht des Mitteldarmes dicht anliegen (Fig. 61, *vg*).

Das betreffende Plattenepithel kann nur vorteilhaft mit Immersionssystemen studiert werden. Es ergibt sich dann, daß eine Mittelpartie des Mitteldarmlumens von demselben unbedeckt ist, und daß unzweideutig das Plattenepithel der vorderen und hinteren Grenzlamelle entstammt.

Allgemein wird, wenn wir die Arbeiten von Korotneff (85), Heymons (95), Schwarze (99) und andrer berücksichtigen, für die

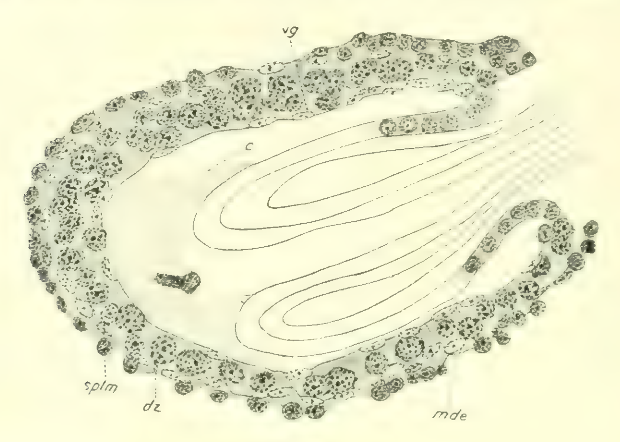


Fig. 61.

Pterygoten angegeben, daß wenigstens die vordere Grenzlamelle während des Embryonallebens aufgelöst wird.

Dasselbe scheint auch tatsächlich bei den Termiten der Fall zu sein.

Dadurch können aber nicht, wie Korotneff (85) und Heymons (95) beschrieben haben, Dotterballen vom Mitteldarm in das Stomodäallumen geraten, indem nunmehr die Dotterballen aufgelöst sind.

Bei der Auflösung werden die Dotterballen in ein fädiges blaßgefärbtes Coagulat umgewandelt, wo Dotterkerne immer eingebettet liegen. Die letzteren sind jetzt wie von zahlreichen stark tingierten Körnchen aufgebaut und gehen alsbald zugrunde.

Dagegen habe ich innerhalb der vorderen Grenzlamelle noch vor der eventuellen Sprengung derselben ein schaumartiges Coagulat erblicken können, das wahrscheinlich osmotisch die Grenzlamelle durchdrungen hat (Fig. 61, *c*).

2. *Formica.*

Aus der hier oben gegebenen Darstellung über die Bildung des Mitteldarmes bei *Eutermes* geht ohne weiteres hervor, daß dieselbe,

wenn wir zum Vergleich die Verhältnisse bei *Formica* heranziehen, ziemlich spät erfolgt.

Die Differenzierung des Mitteldarmepithels, des Entoderms, tritt hier sehr frühzeitig auf, indem zuerst von den Lateralfeldern der Keimscheibe, dann auch von dem noch nicht abgeschnürten Medianfeld sich Zellen losmachen und nach innen gedrängt werden.

Die betreffenden Zellen zeichnen sich speziell lateral durch große Kerne und oft blasenartig aufgetriebenes Plasma aus, wodurch die Kerne wie in Plasmafädchen suspendiert erschienen.

Die Zellen werden bald deutlich mit einander in ein Plattenepithel vereinigt, das der Ventralfläche der Dottermasse dicht anliegt (Fig. 44, 45, *mde*).

Von hier aus schlägt sich dasselbe rasch auch über die dorsale Fläche des Dotters, wodurch eine Verschließung des Mitteldarmepithels dorsal ungemein frühzeitig zustande kommt.

Die Entwicklung des Mitteldarmepithels nach oben wird entweder durch Dehnung der Zellen oder, was wahrscheinlicher ist, auch durch Teilungen derselben bewirkt.

Die Teilungen gehen dann sicher direkt vor sich, indem ich oft biskuitförmige, allem Anschein nach in direkter Teilung begriffene Kerne, dagegen nie Kernspindeln, beobachtet habe.



Fig. 62.

Ich will hier darauf aufmerksam machen, daß vielleicht die frühzeitige Verschließung des Mitteldarmepithels mit dem ebenso frühzeitigen Rückenverschluß in Verbindung steht. Denn wenn die Ränder der Keimscheibe nach oben zur provisorischen Rückenbildung ausgedehnt werden, sind auch die Ränder des Darmepithels über die dorsale Dotteroberfläche avanziert (Fig. 62, *mde*, *ekt*).

Tatsächlich werden auch etwa gleichzeitig die Ränder des Embryos und die des Mitteldarmepithels in der dorsalen Medianlinie miteinander von vorn und hinten verlötet.

Wenn fertig gebildet, stellt das Mitteldarmepithel eine sackförmige Bildung dar, die die Dottermasse allseitig umschließt und von spindelförmigen Zellen aufgebaut ist.

Die großen Kerne derselben sind mit einem scharf tingierten Nucleolus versehen und immer wie mit Plasmafädchen suspendiert,

indem ringsum die Kerne zahlreiche große Vacuolen vorhanden sind, die den Plasmainhalt verdrängen.

In den folgenden Stadien werden die Epithelzellen während der Verkürzung des Mitteldarmes speziell vorn und hinten in die Länge gestreckt, wodurch zuletzt ein Cylinderepithel gebildet wird, das an der Innenseite von der Membrana peritrophica ausgekleidet wird.

Nach vorn geht dasselbe unmittelbar in das Ectoderm des Stomodäums über, während hinten das Mitteldarmepithel noch gegen den Hinterdarm abgeschlossen ist.

Die innerhalb der Membrana peritrophica befindliche Dottermasse ist ganz in ein Coagulat umgewandelt worden; hier und da treten große Hohlräume auf, zwischen denen noch einige Dotterkerne zu sehen sind.

Die Dotterkerne spielen wohl nunmehr in der Auflösung des Dotters keine Rolle, indem teils diese deutliche Degenerationserscheinungen aufweisen, teils auch das Coagulat in der Peripherie wie körnig erscheint, was auf eine Auflösung und Absorption seitens der Zellen des Mitteldarmepithels hindeutet.

In früheren Stadien sind die Dotterkerne sehr viel zahlreicher vorhanden, speziell lateral in der Vorderhälfte des Dotters, wo sie oft mehrere zusammen in einer Plasmamasse eingebettet liegen. Dieselben Verhältnisse finden wir unter den übrigen von mir untersuchten Ameisen im Prinzip wieder.

Es ist aber zu bemerken, daß die Dotterkerne bei den Ameisen sich nie voneinander abgrenzen und sich somit nicht, wie es für *Eutermes* angegeben wurde, epithelartig um den Dotter anordnen können.

Ich kann somit für die Ameisen nicht der Auffassung Carrières und Bürgers (97) beipflichten, daß die »Dotterzellen« bei *Chalicodoma* ein provisorisches Mitteldarmepithel um den Dotter bilden, um dann durch die Zellen der vorderen und hinteren Entodermanlage definitiv ersetzt zu werden.

Nach außen vom Mitteldarmepithel bemerkt man die Kerne, die den Zellen der bekleidenden Muskelschicht angehören.

Sie stellen spindelförmige, sehr unscheinbare Gebilde dar, die ziemlich weit voneinander abliegen oder in Gruppen von einigen wenigen vereinigt sind.

Die Darmmuskelschicht geht vorn und hinten unmittelbar in diejenige des Vorder- und Hinterdarmes über.

Im Verhältnis zum Epithel des Mitteldarmes ist die Entwicklung seiner Muskelschicht sehr verspätet.

Die Verschließung des Epithels folgt schon im Stadium Fig. *E*, während die der Muskelschicht erst mit dem Begegnen der definitiven Körperränder des Embryos in der dorsalen Medianlinie gleichzeitig zustande kommt, welches letztere ganz an *Eutermes* erinnert.

Wenn wir nämlich Embryonen unmittelbar nach der dorsalen Schließung des Mitteldarmepithels an Querschnitten studieren, finden

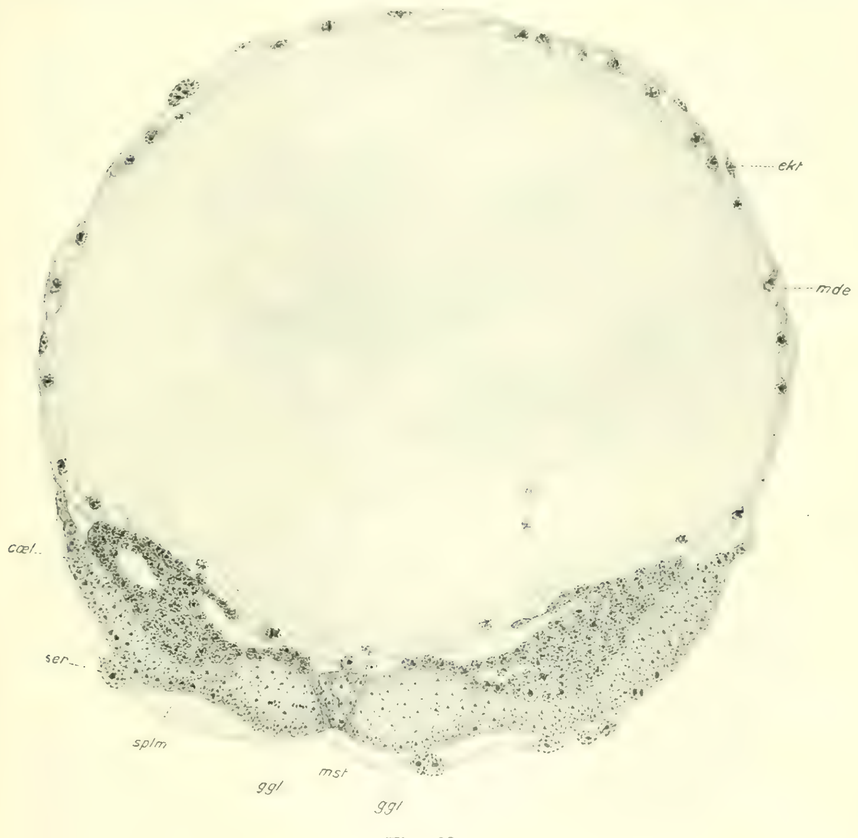


Fig. 63.

wir, daß die Differenzierung der Cölomsäckchen lateral kaum beendigt ist und prinzipiell in derselben Weise wie bei *Eutermes* und *Chrysomela* stattfindet (Fig. 63, *ekt*, *coel*).

Von jedem Cölomsäckchen gehen aber nicht, wie bei *Eutermes* und *Chrysomela*, zwei, sondern nur eine Lamelle, aus, die gegen die Medianlinie mit freiem Rand endigt und die Anlage der Darmmuskelschicht repräsentiert (Fig. 63, *splm*).

Die zweite Lamelle, bei den oben erwähnten Insekten dicht oberhalb der Anlage der Darmmuskelschicht gelegen, ist tatsächlich auch vorhanden, obschon dieselbe schon ventral und dorsal um den Dotter zum Sack geschlossen ist (Fig. 63, *mde*).

In den folgenden Stadien nähern sich allmählich die Anlagen der Darmmuskelschicht gegen die Medianlinie und werden gleichzeitig sehr verdünnt, indem die Zellen derselben sich in einer einzigen Schicht ordnen.

Die Verlötung findet ventral von vorn und hinten statt, während gleichzeitig der Rest der Cölomsäckchen in der Spalte zwischen Körperectoderm und Mitteldarmepithel nach oben geschoben wird, um sich zuletzt auch dorsal zu begegnen und zu verlöten.

Das Mitteldarmepithel wird somit zuerst ventral, dann dorsal von der Mesodermhülle bekleidet.

3. *Camponotus.*

Der Mitteldarm bei *Camponotus* wird prinzipiell in derselben Weise gebildet, wie ich es für *Formica* beschrieben habe. Da aber hier die Vorgänge etwas komplizierter sind, empfiehlt es sich, etwas näher auf dieses Thema einzugehen und dabei den schon fertig gebildeten Mitteldarm zuerst zu besprechen.

Man bemerkt dann, daß das Mitteldarmepithel kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen von zwei verschiedenen Zellarten aufgebaut ist.



Fig. 64.

Einerseits gibt es Zellen, die aneinander gedrängt ein kubisches oder speziell vorn und hinten ein Cylinderepithel bilden, das das Lumen des Mitteldarmes begrenzt.

Die scharf abgegrenzten, aber unregelmäßigen Kerne desselben sind mit einem schwarzvioletten, körnigen Inhalt versehen und gegen das Lumen des Mitteldarmes gedrängt.

In dem Kern findet sich ein rötlich gefärbter Körper, der Nucleolus. Sonst ist das fädige Plasma und die großen rundlichen Vacuolen der Zellen zu bemerken (Fig. 64, *mde*).

Zwischen den Basalteilen oder nach außen von den oben erwähnten Zellen können wir Zellen eines zweiten Typus beobachten, die miteinander einen einschichtigen Zellverband zu bilden scheinen (Fig. 64, *extz*).

Die Zellen sind wie ihre Kerne öfters rundlich, können aber auch in der einen oder andern Richtung ausgezogen sein. Die Kerne sind übrigens hell gefärbt und besitzen einen deutlichen Nucleolus.

Das rötliche Plasma besitzt eine eigentümliche Fadenstruktur; die einzelnen Fädchen sind konzentrisch um den Kern geordnet.

Schon Adlerz (90) liefert für das Mitteldarmepithel bei Larven und Imagines von *Camponotus* eine ähnliche Beschreibung.

In den Zellen des zweiten Typus erblickt Adlerz ein regeneratives Epithel, dessen Zellen die innere Oberfläche des Mitteldarmes erreichen sollen, um hier secretorisch zu werden.

Die Entstehung der betreffenden Zellen des Mitteldarmepithels wurde von Adlerz nicht studiert.

Ich brauche hier diese Frage nicht eingehend zu behandeln, da ich schon im Kapitel über die Verwendung des extraembryonalen Blastoderms hervorgehoben habe, daß bei *Camponotus* eine Menge von Zellen des extraembryonalen Blastoderms innerhalb der Ränder des Embryos gelangte und beim Rückenverschluß im Raum zwischen der Dorsalfläche des Mitteldarmepithels und Rücken des Embryos eingeschlossen wurde.

Von hier aus breiten sich die Zellen des extraembryonalen Blastoderms als ein Zellverband nach unten über die Oberfläche des Mitteldarmepithels (Fig. 16).

Eine Ausnahme macht nur eine Stelle vorn, wo schon vorher Stomodäum mit dem Mitteldarmepithel verlötet wurde.

Während die Zellen sich um die betreffende Darmpartie verbreiten, machen sich in ihnen diejenigen Veränderungen bemerkbar, die zuletzt zur Bildung der oben beschriebenen Zellen führen.

Wir müssen somit die beiden verschiedenen Zellarten im Mitteldarmepithel von *Camponotus* streng auseinanderhalten, und können wohl nicht von einem regenerativen Epithel im Sinne Adlerz' sprechen.

Außerdem will ich hier zum Vergleich darauf hinweisen, daß bei allen andern von mir untersuchten Ameisen das Mitteldarmepithel nur von einer Zellart aufgebaut ist, und daß bei denselben Ameisen entweder keine, *Myrmica*, oder nur relativ wenige extraembryonale Zellen innerhalb des Embryos gelangen, *Formica*. Im letzteren Fall bleiben sie immer hinten in einem Haufen zusammengeballt, ohne sich somit über die Oberfläche des Darmepithels zu verbreiten.

Nach außen von den hier besprochenen Zellen bildet sich in derselben Weise wie bei *Formica* die Muskelschicht des Mitteldarmes aus (Fig. 66).

4. *Chrysomela.*

Es bleibt uns noch übrig, die Bildung des Mitteldarmes bei dem Coleopteren *Chrysomela* zu besprechen.

Wie bei *Eutermes* wird ja das definitive Entoderm aus dem unteren Blatte differenziert.

Das untere Blatt entsteht, wie schon früher hervorgehoben wurde, durch eine deutliche Einstülpung, die dann von der Oberfläche abgeschnürt wird.

Das Lumen der Einstülpung schwindet und das Zellmaterial wandelt sich in eine mehrschichtige Platte von großen Zellen um.

Die beiden Lateralhälften der Zellplatte rücken dann auseinander, während median an Querschnitten desselben Stadiums einige mehr succulente Zellen anfangs zurückbleiben, die sich später als definitive Entodermzellen dokumentieren.

Die Entodermzellen sind über den größten Teil des Embryos anfangs ziemlich spärlich vertreten. Hinten dagegen sind sie sehr viel zahlreicher, was sicherlich mit dem Verhältnis im Zusammenhang steht, daß hier auch die Einstülpung des unteren Blattes eine sehr viel größere Menge von Zellen liefert.

Vielleicht hat eben diese hintere Ansammlung von Entodermzellen zu einer »hinteren Entodermanlage« Veranlassung gegeben.

In den folgenden Stadien werden die Entodermzellen, wie es scheint, von hinten nach vorn, lateral geschoben und befinden sich zuletzt nach der Differenzierung der Cölomsäckchen dicht oberhalb der Lamelle der späteren Muskelschicht des Mitteldarmes (Fig. 46—49).

Eine Ausnahme macht nur die oben erwähnte Anhäufung von Entodermzellen, indem dieselbe beim Entstehen des Hinterdarmes eine Zeitlang median verharrt und von dem blinden Ende desselben wie in die Höhe gehoben wird (Fig. 29, 30). Erst später werden die Zellen der Anhäufung lateral geschoben, wodurch das Proctodäum von denselben befreit wird.

Das Entoderm stellt somit in einem gewissen Stadium eine hufeisenförmige Bildung dar.

Wie schon oben angedeutet wurde, können wir hier wie bei *Eutermes* eine Doppellamelle beobachten, die von der Dorsalseite der Cölomsäckchen schräg nach innen und unten gerichtet ist und dessen beide übereinander gelagerte Lamellen die Anlage des Epithels bzw. die der Muskelschicht des Mitteldarmes repräsentieren.

Die Mesodermlamelle, die durch ihre kleinen und dunkel gefärbten

Zellkerne wohl von der Entodermlamelle geschieden ist, hört anfangs etwas früher als die letztere mit freiem Rand auf.

In den folgenden Stadien macht sich ein starker Längenzuwachs der Lamellen bemerkbar, wodurch sie sich rasch gegen die Medianlinie nähern und etwa dieselbe Länge erreichen, indem die untere nur ein wenig von der oberen überragt wird (Fig. 65, *mde, splm*).

Das Längenwachstum wird durch zahlreiche indirekte Teilungen der Zellen bewirkt, die jedoch in keiner Weise bestimmt orientiert sind, und dadurch auch zu einer beträchtlichen Dickenzunahme der Lamellen führen.

Die Dickenzunahme der Lamellen, wenigstens die der Entodermlamelle, wird wohl auch dadurch bewirkt, daß die Zellen sich in die Länge strecken.

Die Entodermlamelle stellt zuletzt eine mächtige, wie es scheint, mehrschichtige Wulst von langgestreckten Zellen dar, die gegen die ebenfalls mehrschichtige Mesodermlamelle scharf abgesetzt ist.

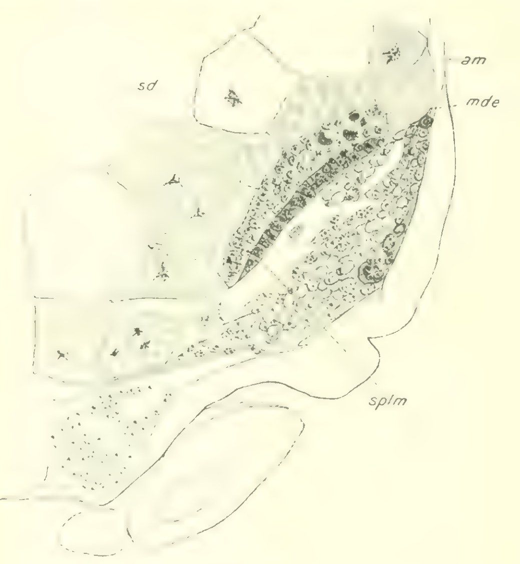


Fig. 65.

In einem etwas früheren Stadium tritt eine sekundäre Zerklüftung des Dotters ein; die ganze Dottermasse wird dabei in große polygonale oder rundliche Segmente von Dotterballen zerlegt. In der Mitte eines jeden Segmentes finden sich nur ein oder wenige Kerne, die stark geschrumpft sind und in Ehrlich-Biondi rötlich gefärbt werden (Fig. 65).

Die Auflösung der Dotterballen erfolgt zuerst in den ventralen Segmenten und schreitet von da an zu den lateralen, an deren Auflösung sehr wahrscheinlich schon die Entodermlamellen teilnehmen.

Der Inhalt der Segmente wird dabei in eine schaumartige Masse umgewandelt.

Nach dem Rückenverschluß des Embryos nehmen allem Anschein nach die Kerne der Dottersegmente, die jetzt nicht mehr voneinander abgegrenzt sind, keinen Anteil an der Auflösung des Dotters, indem

sie nunmehr sehr unscheinbare Bildungen darstellen, die oft in Degeneration begriffen sind und die umgebenden Dotterballen unverändert lassen.

Dagegen bemerkt man, daß zahlreiche Epithelzellen des Mitteldarmes nach innen mit blasenförmigen Auftreibungen versehen sind, die allem Anschein nach Secrettropfen darstellen.

Auch deuten zahlreiche Bilder darauf hin, daß diese Auftreibungen sich von den zugehörigen Zellen losmachen und in die peripheren Teile der Dottermasse geraten, indem hier die Dotterballen in eine schaumartige Masse zusammenfließen.

Dotterelemente werden am längsten im Hinterteil des Mitteldarmes beibehalten, um hier kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen gänzlich zu schwinden.

In späteren Stadien nähern sich die Lamellen und werden zuletzt miteinander in der ventralen Medianlinie verlötet, wobei die Entodermlamelle in der Entwicklung etwas vorauseilt.

Das Begegnen des Lamellen scheint mehr durch Dehnung und Streckung der vorhandenen Elemente bewirkt zu werden, indem erstens die Kernspindeln ziemlich selten sind, und zweitens die Lamellen allmählich sich beträchtlich verdünnen.

Wenn sich der Mitteldarm auch dorsal geschlossen hat, stellt das Mitteldarmepithel einen einschichtigen Verband von kubischen Zellen dar, die ganz die mitotischen Teilungen eingebüßt haben.

Außen finden sich die länglichen, hell gefärbten Kerne der Muskelschicht.

In dem spätesten Embryonalstadium werden die Epithelzellen cylindrisch und erhalten innen einen Stäbchensaum.

c. Allgemeines über die Bildung des Mitteldarmes der Arthropoden, speziell des der Insekten.

Oben habe ich die Ansicht ausgesprochen, daß bei den von mir untersuchten Insekten das Mitteldarmepithel entodermal ist und dem unteren Blatte entstammt. Es bleibt uns dann übrig die Ergebnisse andrer Autoren zu besprechen und dabei nicht nur die verschiedenen Arbeiten der Insekten-, sondern auch die der Arthropodenembryologie im allgemeinen zu berücksichtigen.

Es empfiehlt sich hier mit der Insektenembryologie zu beginnen und die verschiedenen Ordnungen der Insekten betreffend die Mitteldarmbildung zu analysieren.

Bekanntlich haben sich hauptsächlich drei verschiedene Auffassungen über die Bildung des Mitteldarmepithels geltend gemacht.

Die älteste leitet dasselbe von den »Dotterzellen« her, wenn mit Dotterzellen die im Dotter bei der Furchung zurückgebliebenen Elemente gemeint werden, und ist u. a. von Dohrn (66, 67), Bütschli (70), Mayer (76), Bobretzky (78), Graber (79), Balfour (80), Hertwig (81), Tichomiroff (82), Ayers (84), Patten (84), Will (88), Tichomirow (90), Heymons (97) für Insekten verschiedener Ordnungen vertreten worden.

Schon Ganin (74) tritt mit einer ganz neuen Ansicht hervor, indem er das Mitteldarmepithel als ectodermal erklärte und dasselbe von dem Ectoderm des Vorder- und Hinterdarmes entstehen ließ.

Dieselbe Auffassung wurde später von Witlaczil (84), Voeltzkow (89), Graber (91), Heymons (94, 95, 96, 98), Rabito (98), Lécaillon (98), Schwarze (99), Deegener (1900) und Friederichs (06) principiell geteilt. Im allgemeinen wird nach den erwähnten Forschern das Entoderm von den Dotterzellen, das Mesoderm von dem unteren Blatt repräsentiert.

Zuletzt wird von mehreren Forschern das Mitteldarmepithel von einer gemeinsamen Anlage, dem unteren Blatt, Ento-Mesoderm, gebildet, eine Ansicht, die ich unbedingt teilen muß.

Wir finden hier aber zwei Modificationen, indem einerseits einige Forscher wie Grassi (84), Kowalewsky (86), Nusbaum (86, 88), Heider (89), Wheeler (89, 93), Hirschler (09, 12) sich für eine vordere und hintere Anlage aussprechen, während anderseits hauptsächlich Ritter (90) meint, daß das Entoderm in der ganzen Ausdehnung des unteren Blattes differenziert wird.

Ich gehe nun zur Besprechung der verschiedenen Auffassungen verschiedener Insektenordnungen über.

Apterygoten.

Die Apterygoten sind betreffs der Mitteldarmbildung von Heymons (97) und Claypole (98) wenig eingehend untersucht worden.

Schon früher hatte Heymons (95) die Ansicht ausgesprochen, daß vielleicht bei den Pterygoten ursprünglich das Mitteldarmepithel von den Dotterzellen gebildet wurde, die also als Entoderm anzusehen sind.

Zur Stütze seiner Vermutung zieht Heymons die Mitteldarmbildung bei den Grillen an, indem hier das definitive Mitteldarmepithel auffallend lange auf ein vorderes und hinteres Epithelpolster beschränkt ist, »während die Dotterzellen zur Zeit des Ausschlüpfens sich in epi-

thelialer Anordnung der Darmwand bzw. ihrer Muscularis anlegen« (l. c. 126).

Nachdem sich HEYMONS von einem ectodermalen Mitteldarmepithel der Pterygoten überzeugt hatte, widmete er seine Aufmerksamkeit auch der Embryonalentwicklung der Apterygoten, *Lepisma* (97).

Es gelang ihm dabei nachzuweisen, »daß der Mitteldarm bei *Lepisma* tatsächlich von den Dotterzellen gebildet wird und somit entodermaler Natur ist«, (l. c. 614). Dadurch schien auch seine Vermutung über den ursprünglichen morphologischen Wert der Dotterzellen der Pterygoten bestätigt zu sein.

In seiner späteren *Scolopendra*-Arbeit kommt HEYMONS (01) auf die Apterygoten zurück und läßt dabei unzweideutig hervorgehen, daß er die Bezeichnung »Dotterzellen« in einem ganz andern Sinne als gewöhnlich gebraucht hat, denn es heißt (l. c. S. 27): »Die sich aus dem Blastoderm ablösenden Zellen sind bei den Insekten in der Regel als Dotterzellen beschrieben worden, weil sie eben in den Dotter eindringen und dessen Aufzehrung und Auflösung herbeiführen. Diese Dotterzellen repräsentieren aber bei den Insekten tatsächlich das Entoderm, denn es hat sich gezeigt, daß sie bei gewissen niederen Formen (*Campodea*, *Lepisma*) noch das Mitteldarmepithel liefern«.

Diese sich von dem Blastoderm ablösenden Zellen sind wohl aber nicht mit den »Dotterzellen« gleichzusetzen. Als solche werden ja meines Wissens nur diejenigen Kerne bezeichnet, die bei der Blastodermbildung im Dotter zurückgelassen werden, dagegen keineswegs solche Zellen, die von dem Blastoderm nach innen geführt werden, wenn sie auch in den Dotter eindringen sollten. Vielmehr stellen sie ihrer Entstehung und Verwendung gemäß Entodermzellen dar, während diejenigen, die nicht in der Bildung des Mitteldarmepithels aufgebraucht werden, ebenfalls je nach ihrer Verwendung als Mesoderm- oder Mesenchymzellen anzusehen sind.

Daß die Bildung des Mitteldarmepithels auch bei andern Apterygoten durch eine Immigration von der Blastodermschicht stattfindet, geht aus den Angaben UZELS (97) für *Campodea* hervor, indem hier keine Furchungselemente im Dotter zurückbleiben sollen.

Das Mitteldarmepithel muß somit bei *Campodea* von immigrierten Blastodermzellen geliefert werden.

Bei den hier oben erwähnten Apterygoten ist die Furchung wie bei allen Pterygoten eine rein superficielle, während wir unter den Collembolen, *Anurida maritima*, CLAYPOLE (98) und PROWAZEK (1900), zuerst einer totalen, dann einer superficiellen begegnen.

Wenn das Blastoderm definitiv ausgebildet ist, fließen die jetzt kernlosen Blastomeren in eine Masse zusammen, wo einzelne Zellen, »yolk-cells«, oder Zellgruppen, »entoderm cells«, CLAYPOLE, zerstreut liegen. Die letzteren sollen nun das Mitteldarmepithel liefern, was wohl aber nicht mit den Ergebnissen andrer Apterygotenforscher übereinstimmt.

Allerdings stimmen die Angaben HEYMONS' für *Lepisma* und *Machilis*, UZELS für *Campodea* darin überein, daß das Mitteldarmepithel von Blastodermzellen gebildet wird, was ja im Prinzip mit den Verhältnissen, die ich bei einigen Pterygoten gefunden habe, im Einklang steht.

Isoptera.

Über die Bildung des Mitteldarmepithels der Termiten hat nur KNOWER (1900) das späte Auftreten des Entoderms, Mitteldarmepithels, erwähnt und dazu ein Teilnehmen seitens der Dotterzellen in Abrede gestellt. Die Entstehung des Entoderms soll in einer späteren Arbeit behandelt werden.

Pseudoneuroptera (Libelluliden).

Nach den Untersuchungen von TSCHUPROFF (04) ist das Mitteldarmepithel der Libelluliden aus drei hintereinander folgenden Abschnitten zusammengesetzt. Der erste und dritte ist ectodermal und entstammt dem Vorder- und Hinterdarm, während der mediane Abschnitt entodermal ist und von den bei der Blastodermbildung zurückgebliebenen »Dotterzellen« gebildet wird.

Daß das Mitteldarmepithel als eine einheitliche Bildung aufgefaßt wird, hat seinen Grund darin, daß bei älteren Libellulidenlarven die drei verschiedenen Abschnitte nicht voneinander unterschieden werden können.

Das Mitteldarmepithel ist somit nur topographisch ein einheitliches Gebilde, dagegen nicht morphologisch, vielleicht auch nicht physiologisch, obschon sich auch vorn und hinten die sogenannten Crypten entwickeln, was ja für eine funktionelle Gleichwertigkeit sprechen würde. Streng genommen, können wir ja nur den mittleren Abschnitt des Mitteldarmepithels als dem wirklichen Mitteldarm zugehörig erklären.

Das Mitteldarmepithel ist somit »entodermal«, da es ja von den »Dotterzellen« gebildet werden soll.

Nach TSCHUPROFF sind im Mitteldarm der Libelluliden zwei

verschiedene Sorten von Dotterzellen zu sehen, indem einige an der sekundären Dotterzerklüftung teilnehmen und in der Mitte der Dottersegmente wiederzufinden sind. Andre Dotterzellen sind klein, behalten ihren embryonalen Charakter und gelangen zwischen die großen Dotterzellen, die sogenannten Vitellophagen, wo sie in der unmittelbaren Nähe der Muscularis kleine Zellgruppen bilden, die die Anlage der Crypten repräsentieren. Von hier aus wird das ganze Mitteldarmepithel der Larven regeneriert.

Die hier oben von Tschuproff gegebene Darstellung über die Bildung des Mitteldarmepithels kann aber unschwer auch in Übereinstimmung mit meiner Auffassung gedeutet werden.

Die sogenannten Vitellophagen, Tschuproff, sind, meiner Ansicht nach, nicht mit den Dottersegmenten gleichzusetzen, sondern nur mit den in den Segmenten befindlichen Kernen, Dotterkernen, die hier eine sekundäre Zerklüftung des Dotters bewirkt haben, ähnlich wie wir es z. B. unter den Coleopteren beobachten können. Die Dotterkerne finden sich somit in der Mitte der Dottersegmente, die als mit Dotter beladene Zellen bezeichnet werden können.

Zwischen diesen Zellen finden sich nun die oben erwähnten Gruppen von kleineren »Dotterzellen«, die wohl das eigentliche Mitteldarmepithel repräsentieren. Es scheint mir jedoch sehr fraglich, ob es sich wirklich um »Dotterzellen« handelt, denn es hat schon Tschuproff auf die Ähnlichkeit mit *Lepisma* hingewiesen, bei deren Larven das Mitteldarmepithel in derselben Weise aufgebaut ist. Hier wissen wir aber durch die Untersuchungen Heymons, daß die von ihm als »Dotterzellen« bezeichneten Gebilde, die das Mitteldarmepithel liefern sollen, dem Blastoderm entstammen und somit nicht als »Dotterzellen« zu bezeichnen sind.

Es wäre somit zu entscheiden, ob die sogenannten Crypten, d. h. Gruppen von kleinen Zellen, die zwischen den Dottersegmenten bei den Larven von *Lepisma* und den Libelluliden liegen, desselben Ursprungs sind.

Zurzeit wissen wir aber nur wenig über die früheren Stadien der Libellulidenentwicklung durch die Untersuchungen von Heymons. Er hat das untere Blatt Mesoderm genannt, obschon nachzuprüfen ist, ob dasselbe vielleicht auch nicht Zellen enthält, die das Mitteldarmepithel liefern.

Wenn sich diese Vermutung bestätigen sollte, wird das Mitteldarmepithel von *Lepisma* und den Libelluliden prinzipiell in derselben Weise gebildet, die ich z. B. für die Termiten beschrieben habe.

Wenn wir aber mit TSCHUPROFF und HEYMONS das Mitteldarmepithel der Libelluliden von den »Dotterzellen« herleiten, sollten diese Insekten sicher eine ganz isolierte Stellung unter den Pterygoten einnehmen.

Orthoptera, Dermaptera.

Die Orthoptera sind bekanntlich besonders ein Gegenstand des Interesses der Insektenembryologen gewesen und sind daher sehr lehrreich, wenn es gilt, die verschiedenen Ansichten über die Herkunft des Mitteldarmepithels zu demonstrieren und zu besprechen.

Der hervorragendste Forscher, der sich mit der Orthopteren- und Dermapterenembryologie beschäftigt hat, HEYMONS, hat gerade seine Auffassung über das ectodermale Mitteldarmepithel der Pterygoten an diesen Insekten begründet.

Ich halte es daher für zweckmäßig, die betreffende Arbeit HEYMONS (95) zuerst zu berücksichtigen.

Bekanntlich wird nach HEYMONS das Mitteldarmepithel der Pterygoten von Lamellen gebildet, die von dem Ectoderm des Vorder- und Hinterdarmes auswachsen, um einander etwa in der Körpermitte des Embryos zu begegnen.

Den histologischen Unterschied zwischen den Lamellen und dem Ectoderm des Vorder- und Hinterdarmes glaubt HEYMONS aus der funktionellen Ungleichheit erklären zu können, indem die Epithelzellen der Lamellen mit der Assimilation des Dotters zu tun haben.

Allem Anschein nach lassen sich die Verhältnisse, die wir bei der Mitteldarmbildung von *Gryllus* treffen, am besten mit der von mir vertretenen Auffassung in Einklang bringen.

Die Zellen, die die Lamellen aufbauen, sind hier »abgeplattete, außerordentlich zarte Gebilde. Diesem letzteren Umstande muß es wohl zugeschrieben werden, weshalb bei Grylliden und überhaupt auch bei andern Orthopteren, bei denen die Verhältnisse ähnlich liegen, die Anlagen des Mitteldarmepithels so leicht übersehen werden konnten bzw. mannigfache irrtümliche Schlüsse veranlaßt haben« (l. c. 109).

Wenn wir dann die Abbildungen studieren, finden wir in Fig. 90, Taf. XII, einen medianen Sagittalschnitt durch den Keimstreifen von *G. campestris* wieder, der nach HEYMONS die beiden auswachsenden Epithellamellen demonstriert.

Die betreffende Abbildung kann aber auch derart interpretiert werden, daß es sich nicht um Ectodermlamellen handelt, sondern daß die beiden lateralen Entodermlamellen, die ich für *Eutermes* in Fig. 59 abgebildet habe, einander vorn und hinten in der Medianlinie des

Embryos begegnet haben und dann an einem medianen Sagittalschnitt das Bild zweier auswachsenden Lamellen vortäuschen (Fig. 53). Daß diese aber, wenigstens bei *Eutermes*, nicht ectodermal sind, geht daraus hervor, daß ich sie, wenigstens lateral von der Medianlinie, über die vordere und hintere Grenzlamelle habe verfolgen können. Vielleicht trifft dasselbe auch für *Gryllus* zu, obschon HEYMONS diese »abgeplatteten, außerordentlich zarten Gebilde« nicht beobachtet hat.

Aus dem Text geht weiter nichts hervor, das darauf hindeutet, daß die beiden Epithellamellen HEYMONS' sich in eine linke und rechte Hälfte spalten sollten[1].

Es mag daher etwas wunderlich erscheinen, daß, wenn wir die Fig. 84, Taf. XI, studieren, im Querschnitt keine Spur der Epithellamelle median zu sehen ist, obschon dieselbe lateral dicht oberhalb der Ursegmente getroffen ist.

Dasselbe Bild habe ich mehrmals bei den Termiten wiedergefunden. Meiner Auffassung nach haben wir es nur mit einem Querschnitt zu tun, der durch eine Mittelpartie des Embryos geführt ist, wo die beiden Lamellen sich noch nicht in der Medianlinie begegnet haben.

Unter den Blattiden liegen genauere Angaben nur für *Periplaneta* vor.

Die Epithellamellen bilden sich in der bekannten Weise. »Die weitere Ausbreitung der beiden Epithellamellen, ihre Vereinigung und das schließliche Umwachsen des Dotters geht bei *Periplaneta* genau so wie bei *Forficula* und *Gryllus* vor sich.«

»In Übereinstimmung mit der letzteren Form bildet das Epithel auch hier am Stomodäum und Proctodäum sogenannte Polster, während in der Mitte des Darmes die Epithelzellen zunächst noch flach und niedrig bleiben (Fig. 92).« l. c. 111.

Die betreffende Abbildung HEYMONS' stellt einen medianen »Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Periplaneta* nach Aufnahme des Dorsalorgans (*ser*) in den Körper« vor und entspricht somit völlig derjenigen Abbildung desselben Stadiums, die ich in Fig. 53 wiedergegeben habe.

Wir haben somit zwei Embryonen, *Eutermes* und *Periplaneta*,

---

[1] Nur für *Forficula* heißt es: »Das Auswachsen der vorderen und hinteren Epithellamelle schreitet in den Seitenteilen des Körpers am raschesten fort, während in der Medianlinie der Wachstumsprozeß am langsamsten ist. Die typische Hufeisenform der Mitteldarmanlagen, welche für viele Insekten beschrieben wurde, ist somit bei *Forficula* wenigstens andeutungsweise vorhanden.« l. c. 107.

in demselben Stadium nach der Umrollung zu vergleichen, wenn die seröse Hülle (Dorsalorgan) in den Dotter eingepackt worden ist.

Es ist zuerst die Abbildung HEYMONS' näher zu betrachten. Wir bemerken dann, daß die ventrale Ectodermwand des Stomodäums distal nach vorn umbiegt und nach einer Strecke, etwa an der Anheftungsstelle der vorderen Grenzlamelle, sich wieder nach hinten wendet, um in die Epithellamelle des Mitteldarmes auszulaufen.

Es ist in dieser Weise etwa gleichsam eine Doppellamelle des Ectoderms hervorgerufen, die jedoch innen von keinem Mesoderm gestützt wird.

Es ist dies um so mehr hervorzuheben, weil dorsal die bekleidende Mesodermschicht des Stomodäums deutlich in die Spalte der ectodermalen Doppellamelle als stützendes Gewebe hervordringt, und somit ganz dasselbe Bild wie Fig. 53 meiner Arbeit liefert.

Es scheint mir nun sehr wahrscheinlich, daß HEYMONS diejenigen Mesodermzellen übersehen hat, die sicherlich bei genauerer Beobachtung auch ventral in der Doppellamelle zu sehen sind, denn es handelt sich hier unzweideutig um die Bildung des Proventriculus (Valvula cardiaca), wie ich es oben näher beschrieben habe.

Die von der Ventralseite des Stomodäums ausgehende Darmepithellamelle besteht proximal aus kubischen Zellen, deren Kerne dicht aneinander liegen und von HEYMONS als »Polster« bezeichnet worden sind, im Gegensatz zu den distalen zunächst noch flach und niedrig bleibenden Zellen des Darmepithels, deren Kerne in großen Abständen voneinander gelegen sind.

Nach unten von dieser Partie des Darmepithels ist die Muscularis schon ausgebildet.

Es mag daher sehr verwundern, daß Mesodermzellen unterhalb des »Polsters« gänzlich vermißt werden, da wir ja wissen, daß die Muskelschicht des Mitteldarmes von vorn und hinten ausgebildet wird.

Es ist schwer zu erklären, warum die Muskelschicht eben in der vorderen Partie des Mitteldarmes vermißt werden soll, während dieselbe dort hinten schon zum Vorschein gekommen ist.

Meiner Auffassung nach ist die Abbildung HEYMONS' folgendermaßen zu deuten: entweder daß die Mesodermzellen unterhalb des »Polsters« nur übersehen sind, oder, was wahrscheinlicher erscheint, daß das »Polster« nicht ectodermal, sondern mesodermal ist, und somit die unmittelbare Fortsetzung des stomodäalen Mesoderms bildet, wie ich in Fig. 53 abgebildet habe, und daß die spärlichen Zellen des nach oben befindlichen Darmepithels nicht im Schnitt getroffen oder

observiert wurden. Denn es sind die Zellen des Darmepithels, wie es HEYMONS selbst, wenigstens für *Gryllus*, hervorgehoben hat, »abgeplattete, außerordentlich zarte Gebilde«, und weiter: »Diesem letzteren Umstande muß es wohl zugeschrieben werden, weshalb bei Gryllen und überhaupt auch bei andern Orthopteren, bei denen die Verhältnisse ähnlich liegen, die Anlagen des Mitteldarmepithels so leicht übersehen werden konnten bzw. mannigfache irrtümliche Schlüsse veranlaßt haben« (l. c. 109).

In beiden Fällen finden wir ganz dieselben Verhältnisse wieder, die ich für *Eutermes* gefunden habe (Fig. 53).

Die obere Zellschicht, die sich dem Ectoderm des Stomodäums dicht anschließt, ist somit entodermal, die untere mesodermal und geht vorn unmittelbar in das Mesoderm des Vorderdarmes über.

Eine Verwechselung der Zellen der verschiedenen Keimblätter ist ausgeschlossen, da die Zellkerne sowohl durch Farbe wie Größe voneinander gut geschieden sind und ich stets mit Immersionssystemen gearbeitet habe.

Die untere Mesodermschicht kann sehr wohl dem »Polster« HEYMONS' entsprechen, da die Zellen derselben in der unmittelbaren Nähe des stomodäalen Mesoderms vorübergehend übereinander geschoben werden und dadurch an medianen Sagittalschnitten eine ziemlich dicke Lamelle vortäuschen, die nach hinten mit freiem Rande endigt, da die beiden splachnischen Lamellen der Cölomsäckchen sich in der Medianlinie nur noch vorn und hinten im Embryo begegnet haben.

Dieses mesodermale »Polster« ist aber sehr scharf von dem Ectoderm des Stomodäums abgegrenzt.

Wenn ich somit unschwer die Abbildungen von *Gryllus* und *Periplaneta* auf diejenigen von *Eutermes* habe zurückführen können, sind die Verhältnisse bei *Forficula* etwas komplizierter und bedürfen daher einer näheren Besprechung.

In dem nach dem Dotter gerichteten Ende des Stomodäums geht eine Wucherung von den Ectodermzellen vor sich, »die sich nach hinten, sowie nach rechts und links schieben und besonders hier wulstförmige Verdickungen veranlassen« (l. c. 105).

Von dieser Wucherung werden die Zellen nach hinten an der Oberfläche des Dotters in Form eines einschichtigen Epithels geschoben. »Es findet aber auch gleichzeitig ein Auswachsen nach vorn statt, wo die Zellen in dem schmalen Raum zwischen Stomodäum und vorderer Amnionfalte ebenfalls die Dotteroberfläche überkleiden« (l. c. 106).

Diese letztere Epithellamelle habe ich trotz sorgfältiger Unter-

suchung bei *Eutermes* nie wiederfinden können, was bedeutungsvoll ist, da dieselbe Lamelle nach Heymons auch bei *Gryllus* und *Periplaneta* vorhanden ist, Fig. 87, Taf. XI, Fig. 90, Taf. XII, seiner Arbeit.

Es mag daher etwas wunderlich erscheinen, daß bei einem älteren Embryo von *Periplaneta* kurz vor dem Ausschlüpfen (Fig. 92, Taf. XII) keine Spur von der betreffenden Epithellamelle mehr zu sehen ist; das Mitteldarmepithel ist jetzt überall geschlossen und bildet einen Sack um den Dotter. Eine Ausnahme finden wir nur vorn über dem distalen Ende des Stomodäums, indem hier eben an der Stelle, wo sehr frühzeitig das Darmepithel zu erwarten war, da sie in der unmittelbaren Nähe der Epithellamelle gelegen ist, eine Öffnung beibehalten wird.

Man muß entweder annehmen, daß der Mitteldarm an der betreffenden Stelle sekundär durchbrochen wurde, um das nach vorn liegende Dorsalorgan in sich aufnehmen zu können, oder daß eine Epithellamelle im Sinne Heymons' irrtümlich angenommen ist.

Die letztere Annahme scheint mir umso plausibler, als auch *Forficula*, die in jugendlichen Stadien eine stattliche Epithellamelle besitzt, sich in älteren Stadien in ganz ähnlicher Weise wie *Periplaneta* verhält (vgl. Fig. 38, Taf. V und Fig. 44, Taf. VI, Heymons !).

Ich glaube somit nicht ohne Recht vermuten zu können, daß diese Epithellamelle Heymons', deren Zellen in dem schmalen Raum zwischen dem Stomodäum und der vorderen Amnionfalte die Dotteroberfläche überkleiden, irrtümlich gedeutet ist und nur mit der Bildung des Proventriculus des Vorderdarmes zu tun hat, wie ich es für *Eutermes* genau beschrieben habe.

Die entsprechende Lamelle des Proctodäums ist schwierig zu erklären. Ich kann hier nur darauf aufmerksam machen, daß in Fig. 39, Taf. V (Vergr. 145), die eine Vergrößerung des Proctodäums der Fig. 43, Taf. VI (Vergr. 100), repräsentiert, die betreffenden Lamellen in beiden Abbildungen mindestens von derselben Größe sind[1].

Die Wucherung der Ventralwand speziell die des Stomodäums, die bei *Forficula* später zur Bildung der eigentlichen Darmlamelle verbraucht werden soll, habe ich bei *Eutermes* nie wiederfinden können. Eine solche Wucherung scheint auch bei den Orthopteren vermißt zu werden, indem wenigstens bei *Gryllus domesticus* und *Gryllus campestris* die Epithellamellen des Mitteldarmes ohne weiteres aus dem Vorder- und

[1] Die Abbildungen sind wenigstens beide einem Embryo kurz vor der Umrollung entnommen.

Enddarm hervorwachsen. Vielleicht ist die Wucherung bei *Forficula* nur mesodermal, denn ich habe auch bei *Eutermes* beobachten können, daß in der Mesodermschicht der Mitteldarmlamellen eine kleine Zellwucherung durch mitotische Teilungen hervorgerufen werden kann, wenn sich die betreffenden Lamellen nur eine kurze Strecke vorn und hinten in der Medianlinie begegnet sind. In derselben Weise sind möglicherweise auch die von NUSBAUM u. FULINSKI (06) bei *Phyllodromia* beobachteten zungenförmigen Lamellen des ventralen Stomo- und Proctodäalectoderms zu deuten.

Die hier oben gegebene Darstellung hat somit gelehrt, daß die Abbildungen HEYMONS', wenigstens bei älteren Embryonen, sich gut mit derjenigen, die für *Eutermes* gewonnen sind, in Einklang bringen lassen.

Dieselben Bilder können aber unschwer in einer ganz andern Weise, als es HEYMONS tut, gedeutet werden, wenn wir ein entodermales Mitteldarmepithel annehmen, das vom unteren Blatte stammt und sich vorn und hinten dem Ectoderm des Stomo- und Proctodäums anschließt, während eventuell die Entodermzellen, die der vorderen und hinteren Grenzlamelle dicht anliegen, zugrunde gehen, ohne am Aufbau des Mitteldarmepithels teilzunehmen.

Es mag hier von Interesse sein, auch die Ergebnisse andrer Orthopterenforscher zu berücksichtigen; die ältesten Untersuchungen, die hier eine Erwähnung finden sollen, sind diejenigen AYERS (84) über *Oecanthus niveus*.

Bei diesem Orthopter soll das Mitteldarmepithel von den Dotterzellen geliefert werden, was jedoch durch die späteren Untersuchungen von KOROTNEFF (85) bei *Gryllotalpa* nicht bestätigt werden konnte.

In seiner Arbeit über *Gryllotalpa* gelangt KOROTNEFF zu der Ansicht, daß das Mitteldarmepithel von den Blutzellen gebildet wird, also mesodermal ist, eine Auffassung, die später von GRABER (90) zurückgewiesen wurde.

Nach GRABER ist das Darmepithel wahrscheinlich auf das Ectoderm des Stomo- und Proctodäums zurückzuführen, was auch HEYMONS (94, 95) bestimmt glaubte annehmen zu können[1].

Neuerdings ist die Frage über die Entwicklung des Darmepithels bei *Gryllotalpa* wieder von NUSBAUM u. FULINSKY (09) studiert worden.

Es handelt sich hier aber keineswegs um ectodermale Epithellamellen des Vorder- und Hinterdarmes, wie es von GRABER (90),

[1] KOROTNEFF (94) schließt sich später der Auffassung HEYMONS (94, 95) an.

Heymons (94, 95) und Korotneff (94) angenommen wurde, sondern um eine vordere und eine hintere Entodermanlage: »Direkt hinter dieser Einstülpung (Stomodäum) zeigt das untere Blatt eine ansehnliche Zellwucherung, wobei der Zellenhaufen noch nicht ganz vom Blastoderm abgetrennt ist« (l. c. 321) . . .; in der Richtung nach hinten geht die Zellanhäufung direkt in das weiter folgende, untere Blatt, welches hier schon vollkommen vom oberen Blatt abgetrennt erscheint und welches das Mesoderm darstellt, während die in seiner Differenzierung sich etwas verspätende Zellenanhäufung die vordere Anlage des Mitteldarmepithels oder die vordere Entodermanlage darstellt« (l. c. 322).

In ähnlicher Weise soll auch die hintere Entodermanlage entstehen, in deren Hinterpartie bald eine Proctodäaleinstülpung erscheint.

Die obigen Verhältnisse sind in Fig. 3—16 dargestellt worden. Es ist jedoch zu bemerken, daß diese photographischen Aufnahmen nicht ganz einwandfrei sind.

Von vornherein will ich darauf aufmerksam machen, daß die vordere Entodermanlage die vorderste Partie des unteren Blattes repräsentieren soll, und bei der Entstehung des Stomodäums hinter demselben zu liegen kommt.

In dieser Weise muß notwendig anfangs die Stomodäaleinstülpung größtenteils von Zellen unbedeckt bleiben, was wohl sehr fraglich ist, denn wir wissen ja, daß unter den Insekten sowohl die Vorder- als Hinterdarmeinstülpung von einer Mesodermschicht bekleidet wird, die später die Muscularis der betreffenden Darmabschnitte liefert.

Außerdem ist es schwer zu erklären, warum schon frühzeitig nach vorn von der Stomodäaleinstülpung eine Menge von Zellen zu sehen sind, die nach hinten mit der vorderen Entodermanlage in Verbindung stehen, indem die betreffende Zellanhäufung allem Anschein nach von der vorderen Entodermanlage stammen muß (Fig. 5, 6 u. 9, l. c.).

Meiner Auffassung nach sind die Abbildungen derart zu erklären, daß die Zellschichten und Anhäufungen, die das Stomodäum bekleiden, nicht entodermal, sondern größtenteils mesodermal sind und teils die Muskulatur des Vorderdarmes und der Oberlippe, teils auch die Subösophagealkörper liefern, während die spärlichen Entodermzellen vielleicht eine ähnliche Verwendung wie bei *Eutermes* finden.

Im Prinzip ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Eutermes* finden wir am Hinterende des Keimstreifens wieder, (Fig. 25 l. c.) Das Proctodäum soll sich hier in die hintere Entodermanlage einstülpen und somit von derselben bekleidet werden. Es scheint jedoch nicht

unwahrscheinlich, daß diese hintere Entodermanlage nur der früher erwähnten Caudalplatte bei den Termiten entspricht, die nach innen von einer dünnen Entodermschicht bedeckt ist; denn wenn wir Fig. 25, l. c., näher studieren, scheint es, als ob auch die »Entodermanlage« von zwei Zellschichten aufgebaut wäre, von denen dann vielleicht die äußere, dickere mesodermal, die innere, dünnere, entodermal ist.

Die photographischen Aufnahmen von Schnitten älterer Embryonen können nur meine Auffassung über den Wert der vorderen und hinteren »Entodermanlage« bestätigen. Fig. 17 stellt einen »Sagittalschnitt durch die Übergangsstelle des Stomodäums in die Mitteldarmepithelplatten dar« (l. c. 348) und läßt sich am besten mit Fig. 53 meiner Arbeit vergleichen.

In beiden Abbildungen hat sich das Ectoderm des Vorderdarmes nach vorn gebogen und umfaßt den distalen Rand seiner Muskelschicht, die unmittelbar nach hinten in das Mesoderm des Mitteldarmes übergeht.

An das Ectoderm des Stomodäums schließt sich nun die wohl abgegrenzte Epithelschicht des Mitteldarmes, die bei *Gryllotalpa* nur sehr viel dicker als bei *Eutermes* und von länglichen Zellen mit großen Kernen aufgebaut ist.

Ein Unterschied liegt nur darin, daß die vordere Grenzlamelle bei *Gryllotalpa* verloren gegangen ist. Es scheint jedoch, als ob Überreste derselben speziell oben zu sehen sind.

Noch ein zweiter Orthopter, der von HEYMONS (95) untersucht wurde, ist seitdem noch einmal betreffs der Mitteldarmbildung studiert worden, indem NUSBAUM u. FULINSKI (06) eine kürzere Arbeit über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia germanica* veröffentlichten.

Ihre Befunde stehen auch hier zu denjenigen HEYMONS' im Gegensatz, indem das Mitteldarmepithel von einer vorderen und hinteren Entodermanlage, die miteinander durch einen medianen Entodermstrang, Chordastrang, in Verbindung stehen, gebildet werden soll.

Die vordere Entodermanlage wie der mediane Entodermstrang liefern sowohl »Zellmaterial für die Bildung des Mitteldarmepithels wie auch für die Bildung der Blutzellen« (l. c. 369), und gehen durch eine Einwanderung aus dem äußeren Keimblatt hervor.

Wenn später die Stomodäaleinstülpung zum Vorschein kommt, befindet sich die vordere Entodermanlage unmittelbar hinter derselben und steht noch mit dem äußeren Keimblatt in Verbindung, von dem noch neue Zellen nach innen in die Entodermmasse wandern.

»Die weiteren Veränderungen dieser Anhäufung bestehen darin,

daß ein ansehnlicher Teil ihrer Zellen der vorderen und oberen Wand des Stomodäums dicht anliegt, um mit dieser letzteren später innig zusammenzuwachsen; ein übrig gebliebener Teil der Zellen dieser Anhäufung zerfällt aber sehr bald hinter dem Stomodäum in zwei Häufchen, die die Subösophagealkörper bilden . . .« (l. c. 369).

Die mehrschichtige vordere Entodermanlage wird bald einschichtig und stellt von jetzt an eine Entodermlamelle dar, die sich über das blinde Ende des Stomodäums schlägt und mit dem Ectoderm der späteren vorderen Grenzlamelle verwächst.

Zuletzt wird auch die kleinere hintere Entodermanlage behandelt. Die Differenzierung und weitere Verwendung derselben in der Bildung des Mitteldarmepithels stimmt prinzipiell mit der vorderen überein.

In Fig. 2 der betreffenden Arbeit finden wir eventuell im Prinzip ganz dasselbe Bild wie in Fig. 53 meiner Arbeit wieder; die kuppelartig hervorgetriebene vordere Grenzlamelle soll hier also von zwei Zellschichten gebildet sein, von denen die äußere ectodermal, die innere entodermal ist, wie es in Fig. 10 und 11 (NUSBAUM u. FULINSKI) angedeutet worden ist. Vgl. S. 155.

Unter neueren Arbeiten über die Orthopterenentwicklung mag hier zuletzt diejenige von HAMMERSCHMIDT (10) über *Dixippus morosus* eine Besprechung finden.

Von dem Keimstreifen lösen sich zuerst große Zellen ab, die sich der Dotteroberfläche anschließen und hier wahrscheinlich als Vitellophagen wirken. Die betreffenden Zellen werden als »Dotterzellen« bezeichnet und vereinigen sich nicht miteinander zu einem Epithel.

Es erfolgt dann eine neue Auswanderung von ähnlichen »Dotterzellen«, die nach außen von den oben erwähnten einen epithelialen Zellverband, »Dotterzellenlamelle«, bilden, der nur auf den Bereich des Keimstreifens beschränkt ist und als Mitteldarmepithel zu bezeichnen ist.

Die Dotterzellenlamelle ist als primäres Entoderm anzusehen und nur von provisorischer Natur, indem sie zugrunde geht und durch ein sekundäres »Entoderm« ersetzt wird, »das von mesodermaler Abkunft ist, und zwar vorn aus vorderen Partien der seitlichen Mesodermanlagen, nämlich den vom übrigen Mesoderm abweichend gestalteten Subösophagealkörpern, im Verlaufe des Körpers dagegen aus mesodermalen Zellenanhäufungen in der Medianlinie« (l. c. 233).

Die ectodermalen Einstülpungen des Stomo- und Proctodäums haben mit der Bildung des Mitteldarmepithels nichts zu tun.

Die Darstellung HAMMERSCHMIDTS über die Entstehung des Mittel-

darmepithels bei *Dixippus* muß als sehr zweifelhaft angesehen werden. Wir finden indessen betreffs der Bildung des provisorischen Darmepithels ähnliches bei *Scolopendra* wieder, wie es auch Hammerschmidt erwähnt hat.

Auch meine eignen Untersuchungen lassen ja vermuten, daß wir gleichartige Verhältnisse, z. B. bei den Ameisen, erblicken können, wo speziell deutlich in den lateralen Partien der Keimscheibe sich Zellen losmachen, um miteinander einen epithelialen Verband zu bilden, der später das Mitteldarmepithel hervorgehen läßt.

Dagegen ist die Bildung des definitiven Darmepithels von den Subösophagealkörpern und den Mesodermzellen in der Medianlinie des Körpers sehr fraglich.

Wenigstens bei den Termiten ist ein Teilnehmen des Subösophagealkörpers am Aufbau des Mitteldarmepithels infolge der Lage desselben zwischen der Mittelpartie des Stomodäums und dem Unterschlundganglion nahezu ganz ausgeschlossen.

Betreffs der medianen Mesodermzellen ist es wohl für die Insekten festgestellt worden, daß sie die Blutzellen liefern und mit der Bildung des Mitteldarmes nichts zu tun haben.

Daß diese Blutzellen einzeln sich losmachen und dem fertig gebildeten Darmepithel wie angeheftet scheinen, habe ich oft beobachten können, obschon ich deshalb keineswegs die Vermutung auszudrücken wage, daß sie zur Bildung des Darmepithels beitragen, oder ein neues Epithel bilden sollten.

Denn es ist in diesem Stadium das Epithel des Mitteldarmes schon fertig gebildet und von Anfang an definitiv.

Zur Stütze seiner Ansicht hat Hammerschmidt die Befunde Heymons (95) herangezogen, da dieser Forscher angegeben hat, daß sich Blutzellen an die Dottermasse anlegen, obschon gleichzeitig ein Teilnehmen derselben an der Bildung des Epithels bestimmt zurückgewiesen wurde.

Auch ist von Hammerschmidt hervorgehoben worden, daß, bis zu einem gewissen Grade seine Befunde mit denen von Nusbaum u. Fulinski (06) im Einklang stehen.

Denn der größte Teil des Mitteldarmes wird nach ihnen aus »Blutzellen« des Chordastranges gebildet, der hier entodermal, nach Hammerschmidt aber mesodermal ist. Dagegen konnte Hammerschmidt weder eine vordere noch eine hintere Entodermanlage auffinden.

Erwähnenswert ist, daß die Abbildungen der beiden letzten Arbeiten

wenigstens in etwas älteren Stadien der Embryonen einander ziemlich gleich sind.

Ein solches Stadium ist in Fig. 11, NUSBAUM u. FULINSKI (06) und Fig. 14, HAMMERSCHMIDT (10) dargestellt worden.

Die Epithellamelle, die über das blinde Ende des Stomodäums zieht, stammt nach NUSBAUM u. FULINSKI von der vorderen Entodermanlage, während HAMMERSCHMIDT dieselbe von den mesodermalen Subösophagealkörpern herleitet. Ein inniges Zusammenwachsen der Epithellamelle und der Wand des Stomodäums wird jedoch von HAMMERSCHMIDT ganz in Abrede gestellt.

Die Untersuchungen über die Orthopterenentwicklung. die seit 1894 erschienen sind, haben somit nicht alle die Auffassung HEYMONS' bestätigen können.

Von NUSBAUM und FULINSKI wurde jedoch eine vordere und hintere Entodermanlage angenommen, die an der Bildung des Mitteldarmepithels teilnehmen sollen.

Ich habe dies hier noch einmal erwähnt, weil HEYMONS nach den Angaben CARRIÈRES (90) für *Chalicodoma* darauf hingewiesen hat, daß, »während bei *Chalicodoma* das Mesoderm ausschließlich in der mittleren Partie des Keimstreifens ins Innere gelangt, die Mitteldarmanlagen räumlich davon abgetrennt sind und sich weiter vorn und hinten von der Blastodermschicht absondern«, und weiter: »Der Mitteldarm entsteht vielmehr bei *Chalicodoma* aus dem zum Ectoderm werdenden Blastoderm, und zwar aus einer Partie desselben — die Darstellung von CARRIÈRE läßt hierüber keinen Zweifel aufkommen — welche später als Stomo- und Proctodäum sich ins Innere einsenkt.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß der Mitteldarm von *Chalicodoma* damit also auch, gerade wie bei den Orthopteren, vom stomodäalen und proctodäalen Ectoderm abgeleitet werden kann, nur hat sich bei *Chalicodoma* das letztere, wenn die Mitteldarmanlagen abgesondert werden, noch nicht in Vorder- und Enddarm selbst umgestaltet« (l. c. 118).

Wir sollten somit bei *Gryllotalpa* und *Phyllodromia* vielleicht eine solche frühzeitige Differenzierung der Mitteldarmanlagen vor uns haben.

Dies wird aber von NUSBAUM und FULINSKI (09) in Abrede gestellt: »Es ist also einleuchtend, daß die vordere Mitteldarmanlage als ein differenzierter Teil des unteren Blattes aufzufassen sei« (l. c. 327), und weiter: »daß es unberechtigt wäre, dieselbe lediglich als ein Produkt der ectodermalen Wand des Stomodäums zu betrachten, wie es

Heymons in seinen etwas schematisierten Abbildungen dargestellt hat« (l. c. 324).

Es scheint mir jedoch, als ob die Auffassung Heymons' eben hier berechtigt wäre, denn wir sehen ja, daß bei *Gryllotalpa* die Entodermanlagen immer mit dem Vorder- und Hinterdarm in Verbindung stehen, und gleichzeitig oder, was für die hintere Entodermanlage zutrifft, früher als die Darmeinstülpungen erscheinen.

Weiter haben auch Nusbaum und Fulinski folgendes ausgesprochen, was noch mehr für die Auffassung Heymons' spricht: »In der Medianlinie und etwas nach oben entsteht an der Hinterwand des Stomodäums eine kleine Verdickung, ein keilförmiger Vorsprung, wo sich noch immer Zellen abtrennen, die innig mit der Anlage des Mitteldarmepithels zusammenwachsen, so daß an dieser Stelle eine Grenze zwischen den betreffenden Bildungen verwischt erscheint. Diese kleine Stelle der Stomodäalwand ist also noch nicht rein ectodermal, da hier noch eine Wucherung von Zellen stattfindet, welche sich der Anlage des Mitteldarmepithels zugesellen« (l. c. 322).

Um eine Berichtigung der Ansicht Heymons' zu schaffen, will ich hier auf die Verhältnisse bei andern Hymenopteren, den Ameisen, näher eingehen, da ja Heymons eben die von Carrière (90) über *Chalicodoma* gegebene Darstellung als Stütze seiner Auffassung verwandte.

Es ist dann zuerst hervorzuheben, daß das Mitteldarmepithel bei den von mir untersuchten Ameisen nicht durch Auswachsen von Ectodermlamellen des Vorder- und Hinterdarmes gebildet werden kann. Denn das Mitteldarmepithel stellt schon vor dem Erscheinen der ectodermalen Darmabschnitte einen allseitig um den Dotter geschlossenen Sack dar.

Erst später kommt die Stomodäaleinstülpung zum Vorschein und stößt dann mit dem blinden Ende gegen das Mitteldarmepithel, ganz wie die Einstülpung des Hinterdarmes.

Ein Durchbruch kommt für die letztere erst larval zustande. Eine Kommunikation zwischen Mitteldarm und Vorder- und Hinterdarm wird somit anfangs durch zwei Epithelschichten verhindert, von denen die innere entodermal, die äußere ectodermal und vielleicht als vordere Grenzlamelle zu bezeichnen ist. Vgl. S. 159.

Ein solches Verhältnis läßt sich nicht erklären, wenn man mit Heymons ein direktes Auswachsen von ectodermalen Epithellamellen zur Bildung des Mitteldarmepithels annimmt.

Es bleibt uns somit noch übrig zu besprechen, ob bei *Chalicodoma*

die vordere und hintere Wucherung des Blastoderms als ectodermale Mitteldarmanlagen betrachtet werden können, wie es HEYMONS (95) getan hat.

Zwar ist für dieselben Wucherungen von CARRIÈRE (90) der Ausdruck Entoderm verwandt und von BÜRGER (97) aus Pietät beibehalten worden, obschon der letztere Forscher sich den Ausführungen und Folgerungen von HEYMONS nicht ganz zu verschließen vermag. »Übrigens würde ich mich — auf den Beobachtungen an *Chalicodoma* fußend — auch nicht entschlossen haben, einfach von einem ectodermalen Ursprung des Mitteldarmepithels zu reden . . .« (l. c. 361).

Von Anfang an soll hier hervorgehoben werden, daß eine vordere Wucherung des Blastoderms bei *Formica* gänzlich vermißt wird.

Dagegen scheinen die Verhältnisse am Hinterpol schwieriger zu deuten, indem hier, wie früher beschrieben wurde, zahlreiche Zellen des Blastoderms nach innen gedrängt werden, um eine polare mehrschichtige Zellmasse zu bilden, die anfangs mit der oberflächlichen Schicht des Blastoderms in unmittelbarer Verbindung steht.

Wir finden somit am Hinterpol des *Formica*-Eies im Prinzip ganz dieselben Vorgänge wieder, die CARRIÈRE (90) und CARRIÈRE u. BÜRGER (97) für *Chalicodoma* beschrieben haben.

In diese hintere Zellwucherung soll nun bei *Chalicodoma* das Proctodäum eingestülpt werden, was aber wenigstens bei *Formica* gänzlich ausgeschlossen ist, indem hier die Wucherung sich mit großem Lumen nach innen stülpt und von dem Hinterende der Keimscheibe überwachsen wird.

Wir sehen dann in einem späteren Stadium das Hinterende der Keimscheibe über den Hinterpol der Dottermasse dorsal geschlagen; nach innen zwischen Keimscheibe und Mitteldarmepithel befindet sich polar die selbständig gewordene Zellwucherung als ein nunmehr solides Zellklümpchen.

Wenn in diesem Stadium die Proctodäaleinstülpung erscheint, tritt sie morphologisch hinter dem Zellklümpchen auf und stößt mit dem blinden Ende gegen das dorsale Mitteldarmepithel.

Ein Zusammenhang zwischen dieser hinteren Zellwucherung und dem Hinterdarm muß also bei *Formica* ganz bestimmt in Abrede gestellt werden.

Damit folgt wohl auch, daß man die Ansicht HEYMONS' mit den Vorgängen bei *Formica* nicht in Einklang bringen kann.

Unter früheren Untersuchungen über die Entwicklung im Ei von den Hymenopteren ist besonders diejenige von GRASSI (84) über *Apis* zu bemerken, indem hier zum ersten Mal eine bipolare Anlage des Mitteldarmepithels angenommen worden ist.

Nach GRASSI sind bei *Apis* die beiden Mitteldarmanlagen mesodermal und stammen von der vorderen und hinteren Partie des Mesoderms; von diesen Punkten an wachsen sie einander entgegen und stellen nach dem Begegnen ein einschichtiges Mitteldarmepithel dar.

Neuerdings sind die früheren Entwicklungsstadien der Biene wieder von DICKEL (04) studiert.

Auch DICKEL ist zu der Ansicht gekommen, daß es eine vordere und hintere Mitteldarmanlage gibt, die zusammen als Entoderm zu betrachten sind.

Die vordere Entodermanlage entsteht durch einen Gastrulationsprozeß, indem sich ein Teil des Blastoderms nach innen stülpt und dann von der oberflächlichen Zellschicht, dem Ectoderm, abgeschnürt wird.

Die Entstehung der hinteren Entodermanlage bleibt DICKEL unbekannt: »Eine Gastrulaeinstülpung, wie sie am vorderen Pole stattfindet, konnte bis jetzt bei der Biene noch in keinem Falle mit Sicherheit nachgewiesen werden. Häufiger dagegen gelang der Nachweis eines, wenn auch nur kleinen Zellpfropfes an diesem Pole.« Dieser Zellpfropf wird als hintere Entodermanlage bezeichnet. »Wie diese aber entstanden ist, darüber können wir nur Vermutungen aufstellen . . .« (l. c. 502).

Es ist sehr wahrscheinlich, daß DICKEL den vorderen und hinteren Pol des Bieneneies verwechselt hat, denn bei den Ameisen, *Formica*, wird eine Einstülpung nur am Hinterpol des Eies gebildet, während vorn eine ähnliche Erscheinung nie zu beobachten ist. Die hintere Entodermanlage DICKELS gehört vielleicht dem unteren Blatt an und stellt die bei *Chalicodoma* und *Camponotus* erwähnte Wucherung desselben im Kopf dar, oder ist betreffs ihrer Entstehung in derselben Weise zu erklären, die ich für die Zellmasse am Hinterpol bei *Formica* verwandt habe. Im letzteren Fall sollen somit die beiden Entodermanlagen bei der Biene nur extraembryonales Blastodermmaterial repräsentieren, das von der wachsenden Keimscheibe zusammengepackt und dann nach innen gedrängt oder gestülpt wird.

Wenn meine Annahme richtig ist, kann die Einstülpung im Bienenei nicht als Gastrulation oder die eingestülpte Zellmasse als Entoderm angesehen werden, indem ja für

Formica nachgewiesen ist, daß die betreffende Zellmasse nichts mit der Bildung des Mitteldarmepithels zu tun hat.

Prinzipiell in derselben Weise, wie es Grassi (84) für die Biene beschrieben hat, sollen sich die beiden Mitteldarmanlagen nach Carrière (90) und Carrière u. Bürger (97) auch bei *Chalicodoma* differenzieren und dann gegeneinander wachsen, um das Mitteldarmepithel zu bilden.

Ein direkter Vergleich zwischen *Chalicodoma* und den von mir untersuchten Ameisen läßt sich betreffs der Mitteldarmbildung nicht durchführen, indem bei den Ameisen eine vordere »Mitteldarmanlage« vermißt wird. *Chalicodoma* am nächsten steht jedoch unzweifelhaft *Camponotus*.

Die Zellwucherung, die vorn im *Camponotus*-Ei in einem gewissen Stadium stattfindet, gehört jedoch unzweifelhaft der Keimscheibe an, indem sie, wie es speziell Querschnitte lehren, zwischen den beiden Seitenfalten in der Vorderpartie des Mittelfeldes gelegen ist (siehe näher die Abteilung über die Bildung der Keimblätter!), während bei *Chalicodoma* dieselbe vor dem Vorderrand des Keimstreifens entstehen soll.

Die Wucherung entspricht mit Wahrscheinlichkeit der von Carrière u. Bürger als vorderer Mesodermabschnitt bezeichneten Zellmasse, die wie bei *Camponotus* im Bereich der späteren Kiefersegmente gelegen ist und nach hinten unmittelbar in den übrigen Teil des unteren Blattes übergeht. Eine ähnliche Bildung in der Hinterpartie der Keimscheibe wird vermißt.

Zwischen dem mesodermalen und entodermalen Abschnitt soll nun bei *Chalicodoma* eine scharfe Grenze vorhanden sein, die ich jedoch bei *Camponotus* nie habe beobachten können. Hier setzt sich die Wucherung des unteren Blattes nach vorn bis zum freien Rand des Ectoderms verdünnend fort, während nach vorn von der verdünnten Partie der Wucherung sich an medialen Sagittalschnitten einige große Zellen befinden, die jedoch von dem wachsenden Embryo von der Dotteroberfläche abgedrängt worden sind und dem extraembryonalen Blastoderm angehören.

Wenn später die Stomodäaleinstülpung erscheint, stülpt sich dieselbe in die verdünnte Partie des betreffenden Mesodermabschnittes ein und liegt somit etwas nach vorn von der eigentlichen Zellwucherung im Bereiche der Kiefersegmente. Das blinde Ende des Vorderdarmes wird in dieser Weise nur von einigen wenigen Mesodermzellen bedeckt. Nach innen befindet sich das entodermale Mitteldarmepithel.

Nach Carrière u. Bürger (97) soll nun bei *Chalicodoma* die Einsenkung, die die Anlage des Vorderdarmes repräsentiert, in dem noch tätigen Wucherfelde des vorderen Entodermkeimes auftreten, so daß noch eine Zeitlang von dem Boden der Darmeinstülpung Entodermzellen nach innen wuchern, wie es in Fig. 90 u. 91 der betreffenden Arbeit dargestellt ist. Ähnliches wird bei *Chalicodoma* auch für den Hinterdarm angegeben.

Bei *Camponotus* sind dagegen die Einstülpungen des Vorder- und Hinterdarmes nach innen deutlich von dem unteren Blatte abgegrenzt, wenn auch die Zellen der verschiedenen Zellverbände anfangs einander ziemlich gleich sind und denselben embryonalen Charakter besitzen.

Speziell für den Hinterdarm ist bei *Camponotus* eine entodermale Zellwucherung von dem Boden des betreffenden Darmabschnittes ganz ausgeschlossen, indem hier der Hinterdarm in einem Stadium erscheint, wo das Mitteldarmepithel schon längst gebildet worden ist.

Dasselbe trifft ebenfalls für den Hinterdarm bei *Formica* zu, während es sich vorn überhaupt um keine Wucherung handelt.

Meiner Vermutung nach ist vielleicht die »Wucherung« derart zu erklären, daß die Grenze zwischen den verschiedenen Keimblättern verwischt wird, wenn die Stomo- und Proctodäaleinstülpung nach innen dringt. Die morphologische Bedeutung der Wucherungen und überhaupt der Mitteldarmanlagen bei *Chalicodoma* habe ich unten meiner Auffassung gemäß zu erklären versucht.

Nach Carrière u. Bürger sollen nun von den beiden Mitteldarmanlagen Zellmassen, »Seitenleisten«, zwischen dem Dotter und Blastoderm nach hinten und vorn dringen, um sich in der Nähe des dritten Brustsegmentes zu begegnen: »Die Anlage des Mitteldarmes besteht nun aus zwei Entodermbändern, welche die Seiten des Embryos bedecken und an beiden Enden des Eies durch breitere, die Pole des Dotters schalenartig umfassende Querstücke verbunden sind, während sie Bauch -und Rückenseite frei lassen . . . Der weitere Ausbau des Mitteldarmes erfolgt in der Weise, daß sich die Entodermbänder zuerst über die Rückenseite, dann über die Bauchseite des Dotters ausdehnen und jeweils zusammenschließen« (l. c. 309).

Es sind jetzt die Abbildungen Carrières u. Bürgers näher zu analysieren und nach meiner Auffassung zu deuten.

Fig. 130*a* stellt einen Querschnitt von *Chalicodoma* dar, in einem Stadium, wo die Entodermbänder nur die Seitenpartien des Dotters bedecken.

Die unteren Ränder der Entodermleisten strecken sich etwa bis zu den dorsalen Wänden der Cölomsäckchen.

Prinzipiell ganz dasselbe Bild habe ich bei *Camponotus* gefunden, aber in einer ganz andern Weise gedeutet (Fig. 66).

Ringsum die Dottermasse ist weiter an beiden Abbildungen eine epitheliale Zellschicht zu sehen, die bei *Chalicodoma* von den Dotterzellen stammen soll: »Zur Zeit des Auftretens der Entodermstränge bilden die Dotterzellen an der Peripherie des Dotters in ziemlich gleichmäßiger Verteilung lagernd und miteinander im Zusammenhange stehend, einen vollständigen Sack um den Dotter oder wenn man will, ein primäres Mitteldarmepithel« (l. c. 358), das später zugrunde gehen soll.

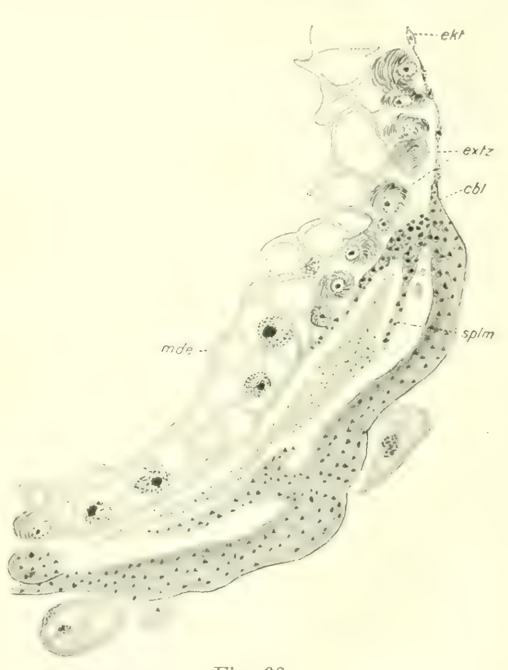


Fig. 66.

Für *Camponotus* kann ich dieser Auffassung gar nicht beitreten. Meiner Auffassung nach handelt es sich nicht um Dotterzellen, sondern um das wirkliche entodermale Mitteldarmepithel, das dem unteren Blatte entstammt und nichts mit den Dotterzellen, Dotterkerne, zu tun hat. Die letzteren sind speziell vorn und lateral innerhalb des Mitteldarmepithels im Dotter anzutreffen.

In demselben Stadium ist bei *Camponotus* auch der Vorderdarm in die Länge gewachsen und stößt mit dem blinden Ende unmittelbar an das Mitteldarmepithel, was für die späteren Vorgänge bedeutungsvoll ist.

Nach den Angaben von Carrière u. Bürger soll nun das primäre Mitteldarmepithel bei *Chalicodoma* von den Zellen der Entodermbänder in oben beschriebener Weise ersetzt werden, indem sie sich dorsal und ventral begegnen.

Durch meine Untersuchungen an *Camponotus* habe ich jedoch nachweisen können, daß die entsprechenden Zellen ausschließlich von dem extraembryonalen Blastoderm stammen und somit nichts mit dem Entoderm zu tun haben.

Das Aussehen und Schicksal der Zellen wurde schon früher beschrieben. Ich brauche daher nur noch einmal zu bemerken, daß die Zellen von der Dorsalseite der Mitteldarmepithels auch ventral geschoben werden und dabei zwischen dem Mitteldarmepithel und den Cölomsäckchen hervordringen, um sich zuletzt in der ventralen Medianlinie zu begegnen.

In dieser Weise wird die Dottermasse im Querschnitt wie von einem zweiten einschichtigen Zellverbande bekleidet, dessen Zellen sich durch rötlich färbendes Plasma auszeichnen und ziemlich locker aneinander liegen.

An medianen Sagittalschnitten finden wir dagegen, daß an einer Stelle des Mitteldarmepithels die zweite Zellschicht vermißt wird, indem vorn das Stomodäum, sich dicht an das Mitteldarmepithel früher gefügt hat, als der betreffende Zellverband sich nach unten auszudehnen beginnt.

Der topographische Unterschied zwischen *Chalicodoma* und *Camponotus* liegt somit nur darin, daß der Zellverband bei *Chalicodoma* anfangs nur lateral, bei *Camponotus* dagegen dorsolateral ausgebildet ist. Wir sehen aber, daß später die beiden Seitenleisten bei *Chalicodoma* sich zuerst dorsal, dann auch ventral begegnen. Ein prinzipieller Unterschied dürfte hiermit nicht gegeben sein.

Auch finden wir bei *Chalicodoma* ganz dieselben Verhältnisse wieder, die ich für das Verhalten des Vorderdarmes zum Mitteldarmepithel bei *Camponotus* angegeben habe (Fig. 165 u. 166*a*).

Aus den Abbildungen geht unzweideutig hervor, daß der einschichtige Boden des Vorderdarmes direkt an das »primäre« Mitteldarmepithel stößt (Fig. 165). »Die Zellen platten sich alsdann stark ab und weichen vollständig aus der Mitte des Bodens zur Peripherie, so daß der Boden in seiner Mitte jetzt eine dünne kernlose Membran darstellt. Dieselbe liegt der von den Dotterzellen um den Dotter gebildeten Hülle ganz dicht an« (Fig. 166*a*, l. c. 357).

Vorn und hinten von dem blinden Ende des Vorderdarmes findet sich die Zellschicht des definitiven Mitteldarmepithels, dagegen sind keine Entodermzellen über demselben zu sehen. Dies ist bemerkenswert, denn nach den Angaben Carrières u. Bürgers müssen wir

gerade an dieser Stelle ein definitives Mitteldarmepithel erwarten, das also über das blinde Ende des Vorderdarmes ziehen sollte.

Denn es heißt zunächst: »Während die Entodermstränge einen vollständigen Sack um den Dotter bildeten, hat sich die Vorderdarm- und Enddarmeinstülpung entwickelt, um dem Dottersack, welchem die Entodermstränge ein Epithel verliehen und der somit den jungen Mitteldarm repräsentiert, einen Eingang und einen Ausgang zu verschaffen« (l. c. 356).

Ich glaube somit aussprechen zu können, daß die Bildung des Mitteldarmes bei *Chalicodoma* in derselben Weise wie bei *Camponotus* (Ameisen) verläuft.

Das primäre Darmepithel bei *Chalicodoma* ist also eventuell nicht ein »primäres«, sondern ein definitives und stammt von dem unteren Blatt, dagegen nicht von den Dotterzellen (Dotterkerne), die allerdings hier und da gegen die Peripherie des Dotters geschoben werden und speziell in der Vorderpartie desselben zahlreich auftreten.

Eine Teilnahme derselben am Aufbau des Mitteldarmepithels, wenn auch provisorisch, habe ich nie beobachten können.

Das »sekundäre« Mitteldarmepithel gehört nicht zum Mitteldarm, sondern ist nur als ein extraembryonaler Zellverband aufzufassen, der in den Embryo eingepackt wird und sich hier über das wirkliche Mitteldarmepithel verbreitet.

Die Zellen des betreffenden Verbandes sind jedoch bei *Camponotus* nur ein Teil des extraembryonalen Blastoderms, indem ja eine große Partie desselben zur Bildung der serösen Hülle und der beiden polaren Zellanhäufungen außerhalb des Embryonalkörpers verbraucht wird.

Bei *Formica* wird dagegen die ganze Vorderpartie des extraembryonalen Blastoderms zur serösen Hülle, während die Hinterpartie desselben sich nach innen stülpt und im Embryo eine Zellanhäufung bildet, die erst larval zugrunde geht.

Die Zellanhäufung bleibt weiter immer im Hinterteil des Embryos, ohne sich, wie bei *Camponotus*, als ein epithelialer Zellverband um das Mitteldarmepithel auszudehnen.

Wenn die Auffassung von Carrière u. Bürger über die Bedeutung der zweiten Zellschicht um den Dotter richtig ist, müssen wir für *Formica* notwendig annehmen, daß bei dieser Ameise das primäre von den »Dotterzellen« gebildete Mitteldarmepithel definitiv ist und daß somit das betreffende Epithel hier eine ganz andre Bildung ist als z. B. bei *Camponotus* und *Chalicodoma*, indem bei *Formica* das Material des wirklichen Mitteldarmepithels nur als eine Zellanhäufung

im Hinterteil des Embryos beibehalten wird, ohne zur Verwendung zu kommen[1]. Auch bei *Myrmica* findet sich immer um den Dotter nur eine Schicht von völlig gleichen Zellen, was ja im Prinzip an die Verhältnisse bei *Formica* erinnert.

Da ich somit bei den Ameisen wie bei den Hymenopteren im allgemeinen keine Stütze für diejenige Ansicht gefunden habe, die das definitive Mitteldarmepithel von einer vorderen und hinteren Anlage entstehen läßt, bleibt uns noch übrig auch andre Insektenordnungen zu besprechen, bei denen solche oder andre Anlagen vorhanden sein sollen.

Coleoptera.

Nach den Angaben der meisten Coleopterenforscher ist das Mitteldarmepithel ectodermal und wird von Lamellen des Stomo- und Proctodäums gebildet.

Am frühesten erschien die Arbeit von Voeltzkow (89) über *Melolontha*, die als Resultat gab, daß es sich um eine vordere und hintere Lamelle handelt, die von der Ventralseite des Stomo- und Proctodäums ausgeht und sich allmählich in zwei Seitenstränge spaltet. Da aber unzweifelhaft Voeltzkow nur Querschnitte studiert und abgebildet hat, ist ein sicheres Urteil über die Herkunft des Mitteldarmes in dieser Weise fast unmöglich und kann nur dadurch gewonnen werden, daß vor allem auch Sagittalschnitte zur Verwendung kommen.

Die Querschnitte Voeltzkows können ohne Schwierigkeit zugunsten einer vorderen und hinteren Entodermanlage oder, wie ich es für *Chrysomela* getan habe, eines Entodermstranges in der ganzen Ausdehnung des unteren Blattes gedeutet werden.

In dem letzteren Fall ist natürlich die vordere und hintere Lamelle derart zu erklären, daß der Mittelstrang vorher in zwei Seitenstränge gespaltet ist, die einander vorn und hinten wieder median und im Anschluß an das Ectoderm des Stomo- und Proctodäums begegnet haben, oder daß die Spaltung des Stranges vorn und hinten oder, wie bei *Chrysomela*, nur hinten unterbleibt (Fig. 67 *a*, *b*. *ent*).

Etwas ausführlicher als Voeltzkow haben sich später Lécaillon (98), Deegener (1900) und Friederichs (06) geäußert, obschon Kombinationen von Quer- und Längsschnitten nicht zur Genüge verwandt worden sind.

Speziell die Abbildungen Friederichs' lassen nicht allzudeutlich

[1] Unter Voraussetzung, daß die hinteren Wucherungen bei *Chalicodoma* und *Formica* mit einander homolog sind.

den unmittelbaren Zusammenhang zwischen den Ectodermlamellen und dem Ectoderm des Stomo- und Proctodäums erkennen, wie auch die Abbildungen der beiden andern Forscher in der von mir bei *Chrysomela* angegebenen Weise gedeutet werden können.

Vor allem sind die Verhältnisse am Proctodäum bemerkenswert, wo wenigstens FRIEDERICHS (Fig. 67) und auch VOELTZKOW (Fig. 12) die mitteldarmbildenden Zellen dorsal und seitlich vom Proctodäum abgebildet haben, was ja mit meiner Meinung, daß der entodermale

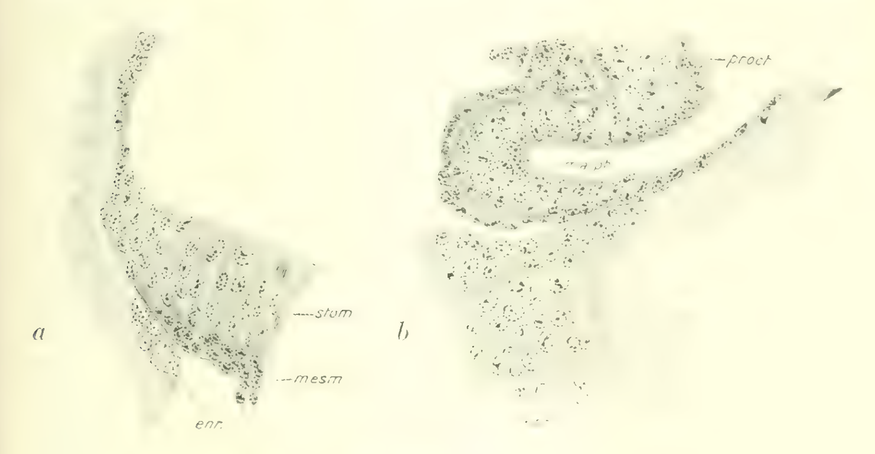


Fig. 67 *a* und *b*.

Mittelstrang von dem blinden Ende des betreffenden Darmabschnittes median wie zurückgehalten wird, und daher an Medianschnitten als eine, wenn auch kurze Lamelle erscheint, übereinstimmen kann.

Daß die Auffassung der oben genannten Forscher sehr fraglich ist, lehren außerdem Querschnitte durch die Stomodäalgegend von *Chrysomela hyperici* in einem Stadium, wo sich die lateralen Mitteldarmlamellen noch nicht median und ventral begegnet haben[1].

Wir finden dann, daß die Mitteldarmlamellen in mehreren Schnitten das distale Ende des Stomodäums immer seitlich umfassen, um zuletzt proximal mit freiem Rand zu endigen, was aber nicht möglich wäre, wenn wirklich die Lamellen von dem Ectoderm des Stomodäums stammen sollten (Fig. 68, *I—IV*).

Zwar könnte man vielleicht daran denken, daß die Lamellen zuerst eine Strecke weit lateral vom Stomodäum ausgedehnt sind und dann

[1] Eine Ausnahme machen die Lamellen vorn, indem sie sich oberhalb des Stomodäums begegnet haben. (Siehe Schema Fig. 68).

wieder nach hinten umbiegen, um sich zuletzt mit dem stomodäalen Ectoderm zu vereinigen. Dadurch müßten aber die Lamellen in einigen Schnitten auch jederseits zweimal getroffen werden, was aber keineswegs der Fall ist. Ein ectodermales Mitteldarmepithel vom Stomo- und Proctodäum muß daher für *Chrysomela* ganz bestimmt in Abrede gestellt werden.

Unter den Coleopterenforschern, die sich für ein entodermales Mitteldarmepithel ausgesprochen haben, lassen einige dasselbe aus einer vorderen und hinteren Anlage entstehen, während andre der Meinung sind, daß das Entoderm von dem unteren Blatte der Länge nach differenziert wird.

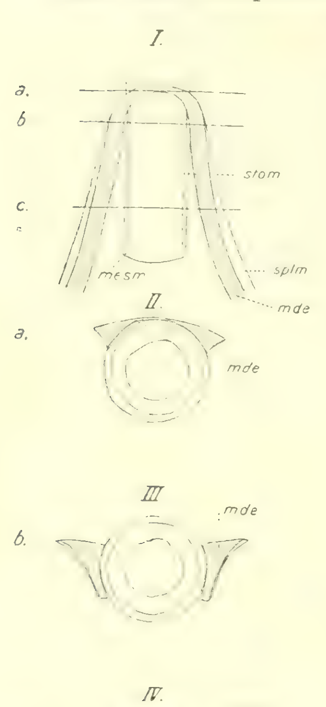


Fig. 68.

Die erstere Auffassung wird von Wheeler (89), die letztere von Kowalewsky (71), Heider (89) vertreten.

Nach Wheeler sollen bei *Doryphora* die beiden Anlagen als zwei Anhäufungen des Mesoderms differenziert werden: "Under the stomodaeal depression and under the caudal plate, where it forms a large mass of cells projecting into the as yet unsegmented yolk just beneath it" (l. c. 330).

Eine Anhäufung von Zellen in der Nähe der Stomodäaleinstülpung, die als eine vordere Entodermanlage angesehen werden könnte, habe ich bei *Chrysomela* nie beobachtet. Dagegen ist dies hinten der Fall, indem hier das Zellmaterial des unteren Blattes wie bei *Doryphora* sehr viel größer ist, als in den übrigen Teilen der Keimscheibe und wohl dadurch bei der Differenzierung desselben eine größere Zahl von Mitteldarmzellen gebildet wird, während sie vorn nur spärlich repräsentiert sind.

Wenn später die Proctodäaleinstülpung zum Vorschein kommt wird ein großer Teil des hier befindlichen Mesoderms zur Muscularis der betreffenden Darmpartie verwandt und weicht an dem blinden Ende des Proctodäums zurück, wodurch die sich bildende hintere Grenzlamelle nur von Entodermzellen bedeckt wird. Das Entoderm

ist jedoch hier ziemlich verdünnt, während die eigentliche Entodermanhäufung etwas mehr nach vorn gelegen ist. In dieser Weise liegen die Verhältnisse bei *Chrysomela* und stimmen darin mit denjenigen bei *Doryphora* überein (Fig. 76, Wheeler) (vgl. Fig. 29, 30, 67, *ent*).

Etwa in demselben Stadium zieht sich das Mesoderm in zwei Bändern lateral zur Bildung der Cölomsäckchen zurück und wird von dem Entoderm begleitet, das anfangs jedoch median von den späteren Cölomsäckchen liegen bleibt (Fig. 46—49, *ent*).

Wenn man somit in diesem Stadium Querschnitte durch die Medianpartie des Embryos studiert, tritt das Entoderm als zwei etwas lateral von der Medianlinie geschobene Zellstreifen hervor, deren Zellen hinten zahlreicher werden und in der Nähe des Proctodäums miteinander median in Verbindung stehen. Hinten ist auch zu bemerken, daß die Entodermbänder noch mehr lateral geschoben sind und dadurch den Cölomsäckchen dorsal aufliegen. Da nun dasselbe auch vorn zutrifft, wird natürlich nur in der Medianpartie des Embryos eine Zeitlang eine Zone beibehalten, wo die Entodermstreifen nicht dorsal, sondern median von den Cölomsäckchen liegen.

Der Grund hierzu ist vielleicht darin zu suchen, daß der Embryo in seiner Mittelpartie breiter ist als vorn und hinten, wodurch hier die laterale Verschiebung der Entodermbänder verspätet erscheint.

In der hier oben beschriebenen Weise lassen sich vielleicht die beiden hufeisenförmigen Anlagen des Mitteldarmepithels bei *Doryphora* erklären, wenn man auch annimmt, daß in der Nähe des Stomodäums die beiden Entodermstreifen wieder median verlötet sind.

Die Resultate, die ich bei *Chrysomela* gewonnen habe, stimmen prinzipiell mit denjenigen Kowalewskys und Heiders überein. Zwar hat Kowalewsky die Entstehung des Entoderms aus der verdickten unteren Wand der Ursegmente durch Spaltung beobachtet, was aber unzweifelhaft darin seine Erklärung findet, daß er nur ältere Stadien studiert hat, wo die Entodermstreifen schon dorsal von den Ursegmenten geschoben waren.

Demgemäß konnte auch Heider bei *Hydrophilus* nicht die Ansicht Kowalewskys bestätigen, sondern meinte, und wie ich glaube ganz richtig, »daß das Darmdrüsenblatt ursprünglich den medianen Anteil der paralecithalen Schicht des unteren Blattes repräsentiere und erst durch eine Lageverschiebung nach der lateralen Richtung unter die Ursegmente gelange« (l. c. 70).

Lepidoptera.

Unter den Arbeiten der Lepidopterenembryologie sollen hier diejenigen von SCHWARZE (99), TOYAMA (02) und SCHWANGART (04) zunächst eine Besprechung finden, indem sich diese Forscher speziell mit der Mitteldarmfrage beschäftigt haben. Die Arbeit TOYAMAS habe ich nicht zur Verfügung gehabt und muß daher das Resüme HEYMONS' (05) anwenden.

Nach SCHWARZE sollen bei *Lasiocampa* von dem Ectoderm des Stomo- und Proctodäum zwei Lamellen auswachsen, die einander begegnen, um das ectodermale Mitteldarmepithel zu liefern. Prinzipiell dieselbe Bildungsweise des Mitteldarmepithels wurde auch etwas später von TOYAMA bei dem Seidenspinner beschrieben.

Zuletzt hat SCHWANGART speziell bei *Endromis* zwei Mitteldarmanlagen gefunden: »Die vordere und die hintere Darmdrüsenblattanlage gehen aus Teilen des unteren Blattes hervor, welche bei der Einstülpung des Stomodäums und Proctodäums mit den blinden Enden dieser Darmteile in die Tiefe geschoben werden« (l. c. 208).

Die vordere Anlage wird aus einer größeren Anhäufung des unteren Blattes differenziert, die durch einen Gastrulationsprozeß ohne Bildung einer Gastrularinne entsteht, »Gastrulakeil«,

Der größte Teil der Anhäufung soll nun in den Dotter hineinwandern und später höchst wahrscheinlich nebst den Dotterzellen an der Bildung der Darmdrüsenblattstreifen teilnehmen.

Nach SCHWARZE und TOYAMA sind somit die Mitteldarmanlagen ectodermal, nach SCHWANGART dagegen entodermal.

Soweit meine Beobachtungen ausreichen, können die von den oben genannten Forschern gewonnenen Resultate über die Entodermfrage und Bildung des Mitteldarmes bei den Lepidopteren unter dieselben Gesichtspunkte fallen, die ich für die von mir untersuchten Insekten dargelegt habe. Es ist jedoch hervorzuheben, daß neue Untersuchungen über die betreffenden Fragen geboten sind.

Diptera.

Die Arbeiten der Dipterenembryologie, die hier zunächst in Betracht kommen sollen, sind speziell diejenigen ,die die Muscidenentwicklung behandeln und von KOWALEWSKY (86), VOELTZKOW (89), GRABER (89), ESCHERICH (1900) und NOACK (01) geliefert worden sind.

Die genannten Forscher stimmen alle darin überein, daß das Mitteldarmepithel von einer vorderen und hinteren Anlage gebildet

wird. Die Natur der beiden Anlagen ist aber der Gegenstand von Kontroversen, indem KOWALEWSKY dieselben von dem unteren Blatt, Ento-Mesoderm, entstehen läßt, während ESCHERICH und NOACK der Ansicht sind, daß die Mitteldarmanlagen selbständig entstehen, daß es somit kein Ento-Mesoderm gibt.

VOELTZKOW und GRABER endlich sprechen sich für ein ectodermales Mitteldarmepithel aus, das dem Stomo- und Proctodäum entstammen soll; wenigstens stimmen ihre Angaben für die hintere Anlage ziemlich überein.

Wenn es gilt, ein eignes Urteil über diese gar nicht leicht zu lösende Mitteldarmfrage der Musciden zu gewinnen, ist es natürlich notwendig eine eigne Untersuchung vorzunehmen. Ich muß mich aber hier nur damit begnügen, die Ergebnisse der bisherigen Muscidenforscher in Übereinstimmung mit meiner Auffassung zu deuten zu versuchen und will dabei speziell auf diejenigen Verhältnisse hinweisen, die uns bei der Ameisenentwicklung begegneten.

Oben habe ich mehrmals auf die eigenartige Verwendung des extraembryonalen Blastoderms der Ameisen aufmerksam gemacht, indem nur eine kleine Partie desselben zur Bildung der serösen Hülle verbraucht wurde, während der größte Teil ganz, wie bei *Formica*, in den Embryonalkörper durch Einstülpung gelangte, oder, wie bei *Camponotus*, teils außerhalb, teils innerhalb desselben verteilt wurde.

Auch wurde oben ausführlich die Vermutung begründet, daß solche eliminierte Partien des extraembryonalen Blastoderms allem Anschein nach bei *Apis* und *Chalicodoma* in Gestalt der beiden Zellwucherungen auftreten, die nach GRASSI (84), CARRIÈRE (90) und CARRIÈRE u. BÜRGER (97) als vordere und hintere Entoderm-(Mitteldarm-)anlagen anzusehen sind.

Da nun aber die Musciden nicht nur die Serosa, sondern auch das Amnion entbehren, sind wir wohl berechtigt anzunehmen, daß die Zellen, die den Serosa- und Amnionzellen der Insecta amniota homolog sind, entweder die Rückenhülle des Embryos aufbauen oder in der einen oder andern Weise eliminiert werden.

Der Mangel der Embryonalhüllen bei den Musciden muß wohl unbedingt als eine sekundäre Erscheinung betrachtet werden, zumal da es Dipteren gibt, die noch beide Hüllen besitzen und übrigens bei den Musciden zwei Amnionfalten vorübergehend auftreten sollen, die, wie es scheint, in der Rückenbildung eine Verwendung finden.

Nach der Mehrzahl der Insektenembryologen gehen nun aber die

Embryonalhüllen zugrunde, wenn sie auch, für gewöhnlich das Amnion, vorübergehend einen Rückenverschluß des Embryos bewirken können. Es scheint mir daher die Annahme natürlich, daß diejenigen Zellen der Musciden, die einst die Embryonalhüllen bildeten, auch zurzeit demselben Schicksal wie vorher unterliegen können.

Warum können nun nicht wenigstens gewisse Partien der betreffenden Zellen wie bei den Hymenopteren beiseite gedrängt werden, indem Zellverbände durch Wucherung oder Invagination nach innen gelangen, während andre vielleicht von den emporwachsenden Körperrändern, wie bei den Ameisen, *Formica*, ebenfalls nach innen gedrängt werden?

Ich will diese beiden Fragen der Reihe nach zu beantworten versuchen.

Wenn wir dann zuerst die Arbeit Escherichs (1900) berücksichtigen, soll das Mitteldarmepithel entodermal sein und aus einer vorderen und hinteren Anlage entstehen; die Anlagen werden beide durch eine Invagination gebildet und ihrer Entstehung und Verwendung gemäß als Urdärme erklärt. Zwischen den beiden Urdarminvaginationen findet eine dritte langgestreckte Invagination statt, die nur Mesoderm liefern soll.

Aus der Darstellung Escherichs und aus einem Vergleich mit der Fig. 19 einerseits und den Fig. 66 u. 76 anderseits müssen wir notwendig annehmen, daß es zwei Endstücke des Keimstreifens bei den Musciden gibt, da ja ein großer Teil desselben hinten durch die Invagination des Urdarmes eliminiert wird.

Weiter spricht er sich nicht klar über die Deutung der Textfig. VII aus: »Nebenstehendes Schema (Fig. VII) soll zur kurzen Orientierung der fraglichen Verhältnisse dienen. Wir entnehmen demselben, daß der Keimstreif bis *a* sich in schräger Richtung in den Dotter versenkt; bei *b* findet er sein Ende und geht hier ohne Grenze in das Amnion über, das er bei dem Einwachsen in den Dotter mit hereingezogen hat. Die Strecke *a*—*b* zeigt also gleichzeitig die Ausdehnung der Amnionhöhle an. Von Punkt *d*—*b* stülpt sich nun der Keimstreif zum Urdarm ein; auf der ganzen Strecke haben wir also lediglich Ectoderm und Entoderm« (l. c. 344).

Unter anderm ist die Strecke *a*—*b* als Amnion bezeichnet, was ja keineswegs zulässig ist, da es kein Amnion gibt, wohl aber Zellen, die den Amnionzellen der Insecta amniota homolog sein können. Übrigens soll das Amnion nach Escherich ein Teil des Rückenblastoderms sein, der beim Versenken des Hinterendes des Keimstreifens mit eingezogen

wurde. Es ist aber klar, daß diese Blastodermpartie nur als »Amnion« bezeichnet werden kann, wenn sich ergeben sollte, daß sie dem Keimstreifen entstammt. Denn wir wissen ja, daß die Zellen, die bei den Insecta amniota das Amnion liefern, ein Derivat des Keimstreifens, Keimscheibe oder embryonalen Blastoderms repräsentiert.

Fig. 19, Taf. XII, Escherich, stellt einen Längsschnitt durch ein Muscidenei in einem Stadium dar, wo das Hinterende des »Keimstreifens« etwas in den Dotter invaginiert ist.

Die invaginierte Partie repräsentiert die hintere Mitteldarmanlage und zeichnet sich durch ihre stark in die Länge gestreckten Zellen aus.

In den folgenden Stadien wird die Invagination sehr viel tiefer, während gleichzeitig die invaginierte Partie sich beträchtlich in die Längsachse des Eies ausdehnt und weiter derjenige Teil des Keimstreifens, der sich in der unmittelbaren Nähe der Invagination befindet, auch eine Strecke weit mit in die Einstülpung eingezogen wird.

Diese Verhältnisse sind von Escherich in Fig. 66, Taf. XIV, dargestellt worden (Fig. 69).

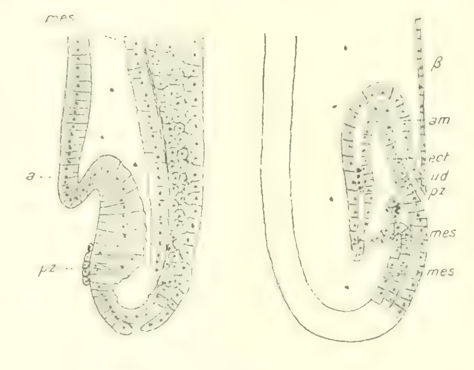


Fig. 69.

An der Stelle, wo der in die Einstülpung mit eingezogene Teil des Keimstreifens, in der morphologisch ventralen Wand des Urdarmes umbiegt, findet sich nun der Endpunkt des Keimstreifens und ist in Textfig. VII mit dem Buchstaben *b* bezeichnet.

An der betreffenden Stelle macht sich der Urdarm los und verliert das Lumen, wodurch eine solide Zellmasse, die hintere Mitteldarmanlage, gebildet wird. Dieselbe liegt in der Textfig. dem Ectoderm des Keimstreifens dicht an, während das Mesoderm desselben winkelartig umbiegt und sich dicht an die morphologische Vorderfläche der Entodermmasse drückt.

Diese sich am Hinterende des Keimstreifens abspielenden Vorgänge lassen sich vielleicht in andrer Weise erklären, wenn wir uns der Entwicklungsvorgänge der Ameisen, *Formica*, erinnern (Fig. *B*, Schema II).

Es scheint mir somit nicht ganz ausgeschlossen, daß die invaginierte Partie des »Keimstreifens«, ESCHERICH, tatsächlich eine Partie des extraembryonalen Blastoderms repräsentiert, die wie bei den Ameisen, *Formica*, durch Einstülpung und spätere Abschnürung von der Oberfläche eliminiert wird.

Die Einstülpung wird wohl dann durch das Wachstum der Keimscheibe bedingt, denn wir finden in den folgenden Stadien, daß das Hinterende immer an der Dorsalseite des Eies nach vorn rückt. Wir erhalten vielleicht dadurch auch eine Erklärung, warum die Einstülpung tiefer wird und sich in der Längsachse des Eies ausdehnt.

Bei *Formica* schlägt sich nun das Hinterende der Keimscheibe über die Mündung der Invagination und gelangt über den Hinterpol des Eies an die Dorsalseite, wodurch die invaginierte Zellpartie von der Keimscheibe losgemacht wird und das Lumen verliert.

Bei den Musciden dagegen liegen die Verhältnisse etwas anders. Hier wächst das Hinterende der Keimscheibe in das Lumen der Invagination hinein und wird mit einer bei der Invagination hineingezogenen Partie des Blastoderms verlötet, wodurch der größte Teil der invaginierten Partie losgemacht wird und sich in eine solide Zellmasse wie bei *Formica* umwandelt.

Es wird somit ein kleinerer Teil der Invagination, das »Amnion«, nicht von der Oberfläche abgelöst, sondern tritt mit dem neuen Hinterende der Keimscheibe in unmittelbare Verbindung. Die von ESCHERICH als »Amnionhöhle« bezeichnete Spalte stellt also nur das Überbleibsel des Invaginationslumens dar.

Erst nachdem sich ein großer Teil des eventuellen extraembryonalen Blastoderms in oben beschriebener Weise losgemacht hat und eine solide Zellmasse bildet, tritt sowohl bei *Formica* als bei den Musciden die Proctodäaleinstülpung auf.

Das blinde Ende derselben stößt dann unmittelbar an die Zellmasse, die später gleichsam in die Höhe gehoben wird, wenn das Proctodäum in die Länge wächst. Dies trifft nur für die Musciden zu, dagegen nicht für *Formica*, da hier die eventuell homologe Zellmasse schon früher eine Strecke weit ventral geschoben ist.

Bei den Ameisen ist der After schon von Anfang an an der Oberfläche gelegen, bei den Musciden dagegen zuerst in der »Amnionhöhle«, um erst allmählich eine oberflächliche Lage einzunehmen. Die Lageveränderung des Afters steht wohl mit dem Wachstum der Keimscheibe dorsal nach dem Vorderpol des Eies im Zusammenhang, indem gleichzeitig das »Amnion« und die »Amnionhöhle« immer kleiner

werden; die »Amnionfalte« wird ausgeglättet (Fig. 77, Escherich; Fig. 71, 24, 25, Graber).

Die Vorgänge, die sich am Vorderpol des Eies abspielen, können vielleicht in ähnlicher Weise ihre Erklärung finden. Ein direkter Vergleich mit *Formica* läßt sich natürlich nicht ohne weiteres durchführen, während dagegen *Camponotus* für unsern Zweck vieles von Interesse darbietet, indem hier nicht das ganze extraembryonale Blastoderm vor der Keimscheibe zur Bildung der serösen Hülle eine Verwendung findet, sondern größtenteils eliminiert wird, in dem die Zellen desselben von der Eioberfläche polar abgedrängt werden.

Es ist nun nicht unwahrscheinlich, daß es bei den Musciden solche extraembryonale Zellen sind, die vor der Keimscheibe wie auch hinter derselben durch eine Invagination eliminiert werden. Die Invaginationsöffnung wird dann von der Keimscheibe nach vorn überwachsen, wodurch die invaginierte Zellpartie sich abschnürt und eine solide Zellmasse innerhalb der Keimscheibe bildet.

Wenn später die Stomodäaleinstülpung erscheint, stößt das blinde Ende derselben gegen die abgeschnürte Partie des extraembryonalen Blastoderms.

Bei der Invagination wird eine Falte hervorgerufen, die als Kopffalte des Amnions bezeichnet ist, und bald wieder ausgeglättet werden soll. Erst dann tritt die Stomodäaleinstülpung auf, wodurch die Verhältnisse hier klarer als am Hinterpol liegen.

Nach dem hier oben gegebenen Erklärungsversuch sollten somit die beiden Invaginationen nicht die vordere und hintere Mitteldarmanlage der Musciden liefern, sondern nur Partien des extraembryonalen Blastoderms repräsentieren, die in dieser Weise von der Oberfläche abgedrängt werden.

Die invaginierten Partien werden bald in solide Zellhaufen umgewandelt, die anfangs gut von dem Ectoderm des Stomo- und Proctodäums abgegrenzt sind. Später aber, wenn die betreffenden Darmabschnitte in die Länge wachsen, gehen die Grenzlinien verloren (Escherich).

Nach den Angaben der verschiedenen Muscidenforscher sollen nun die Zellanhäufungen in je zwei strangförmige Fortsätze auswachsen und zuletzt das Mitteldarmepithel bilden, was aber meinem Deutungsversuch gemäß sich nur topographisch verteidigen läßt.

Das eventuelle entodermale Mitteldarmepithel muß dagegen in einer andern Weise geliefert werden und zwar, wie ich glaube, von dem

unteren Blatte. Die Differenzierung desselben ist dann bei den Musciden jedenfalls sehr verspätet, denn wenn wir z. B. Fig. 73, Taf. XIV, ESCHERICH, studieren, finden wir einige Zellen des »Mesoderms«, die nicht im Niveau mit dem Rest des Zellverbandes liegen und vielleicht das definitive Entoderm repräsentieren.

Es sind vielleicht auch diese Zellen, die sich später einander nähern und die beiden lateralen Zellanhäufungen bilden, die an Querschnitten von VOELTZKOW, Fig. 68 u. a. mit *mu* und von GRABER, Fig. 36 u. a. mit *df* bezeichnet sind (Fig. 70).

Nach den genannten Forschern sollen aber die betreffenden Zellanhäufungen die Muscularis des Mitteldarmes liefern. Wenn wir aber speziell die detaillierteren Abbildungen GRABERS studieren, finden wir, daß sie von großen Zellen aufgebaut sind, die sich von den übrigen mesodermalen Elementen wohl unterscheiden lassen.

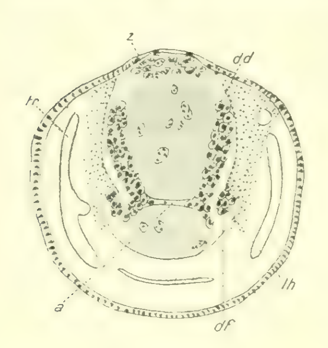


Fig. 70.

Vielleicht werden spätere Untersuchungen lehren, daß es eben diese Zellanhäufungen sind, die sich ventral und dorsal ausdehnen und zuletzt einander begegnen, um das wirkliche Mitteldarmepithel zu bilden, während die Muscularis wie bei den Insekten im allgemeinen von denjenigen Mesodermzellen geliefert wird, die in Fig. 34 u. a. GRABER, von den Haufen eventueller Entodermzellen nach oben als eine punktierte Linie gezeichnet sind, oder wenigstens von Mesodermzellen nach außen von den betreffenden Haufen.

Zur Stütze der hier oben gegebenen Interpretierung, will ich darauf aufmerksam machen, daß VOELTZKOW in Fig. 86 eine Muscularis abgebildet hat, die »in eine zarte äußere Längsmuskulatur und eine innere starke Ringmuskulatur« gesondert ist. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß die von VOELTZKOW beobachtete innere wohlentwickelte Schicht der Muscularis in der Tat dem wirklichen Mitteldarmepithel entspricht, während die äußere zarte Muskelschicht mit der eigentlichen Darmmuskelschicht identisch ist.

Nach innen von dem eventuellen Mitteldarmepithel findet sich nun der epitheliale Zellverband, der der vorderen und hinteren Zellanhäufung entstammt und von den Muscidenforschern als Mitteldarmepithel in Anspruch genommen ist. Daß im Prinzip ähnliches auch bei andern Insekten vorkommt, wissen wir ja durch meine Untersuchungen

an den Ameisen, *Camponotus*, wo ebenfalls Zellen des extraembryonalen Blastoderms in das Körperinnere gelangen, um hier um das wirkliche Mitteldarmepithel einen epithelialen Zellverband zu bilden.

Der Unterschied zwischen den Verhältnissen bei den Musciden und *Camponotus* sollte dann nur darin liegen, daß bei den ersteren das extraembryonale Blastoderm außerhalb, bei dem letzteren innerhalb des Mitteldarmepithels zu finden ist.

Auch bei der Entwicklung des Mitteldarmepithels des Imagostadiums der Musciden ist zu bemerken, daß nach KOWALEWSKY (86) das larvale Mitteldarmepithel von zwei wohl gesonderten Zellschichten aufgebaut ist, von denen die innere abgestoßen wird, um in dem Puppendarm zugrunde zu gehen, während die äußere vielleicht von den drei Imaginalscheiben stammt und durch dieselbe ersetzt werden soll.

Spätere Untersuchungen müssen entscheiden, ob dies der Fall ist, oder ob nicht die äußere Zellschicht des Mitteldarmes in der Tat das wirkliche Mitteldarmepithel der Embryonen repräsentiert und somit nicht von den Imaginalscheiben gebildet, sondern durch diese nur ersetzt wird, während die innere dem topographischen, dem extraembryonalen Blastoderm entstammenden Mitteldarmepithel entspricht.

Zuletzt will ich auch auf die Arbeit RITTERS (90) über die Entwicklung des Darmkanals bei *Chironomus* aufmerksam machen, indem wir hier im Verhältnis zu der Muscidenentwicklung sehr viel von Interesse beobachten können.

Bei *Chironomus* ist zuerst zu bemerken, daß das ganze extraembryonale Blastoderm zur Ausbildung der serösen Hülle verwandt wird und daß weiter die Randzone der Keimscheibe die Amnionzellen liefert, d. h. es werden die beiden Embryonalhüllen ganz wie bei den Insekta amniota im allgemeinen gebildet; wenigstens lassen die Abbildungen nicht anders erkennen.

Es ist nun vor allem wichtig, daß auch die beiden Invaginationen, die nach ESCHERICH u. a. die Mitteldarmanlagen der Musciden liefern sollen, bei *Chironomus* ganz vermißt werden, und daß das Mitteldarmepithel aus dem unteren Blatte, Ento-Mesoderm, der Länge nach gebildet wird.

Die Zellen des Mitteldarmepithels sollen zuerst segmentweise als sogenannte Segmentalwülste, Mitteldarmwülste, aus dem unteren Blatte differenziert werden, um sich später in zwei Lateralstränge zu verwandeln, die an Querschnitten eine verdächtige Ähnlichkeit mit der Lage und Gestalt der sogenannten Muscularis von VOELTZKOW und GRABER aufweisen. Nach außen von den Lateralsträngen ist das

Darmfaserblatt zu sehen, das hier dieselbe Ausdehnung wie das Darmdrüsenblatt besitzt.

Die Schließung des Mitteldarmes erfolgt dann in gewöhnlicher Weise, indem die beiden Blätter ventral und dorsal zum Verlöten wachsen.

Die Entwicklungsvorgänge, die uns bei *Chironomus* begegnen, stimmen somit prinzipiell mit denjenigen überein, die ich bei den von mir untersuchten Insektenembryonen beobachtet habe. Wir erhalten auch dadurch eine gute Stütze für die Vermutung, daß es bei den Musciden keine vordere und hintere Entodermanlage gibt, sondern daß diese »Anlagen« nur ein Abortivmaterial des extraembryonalen Blastoderms repräsentiert, das vorn und hinten vielleicht von der wachsenden Keimscheibe durch Invagination eliminiert wird. Unter denselben Gesichtspunkt fallen wohl auch die Hymenopteren, vor allem *Chalicodoma* und *Apis*, deren Entwicklung betreffs der Entstehung und Verwendung der beiden »Mitteldarmanlagen« sehr mit derjenigen der Musciden übereinstimmt.

Myriopoden.

Wie schon vorher angedeutet worden ist, stimmen die Angaben Zograffs und Heathcotes darin überein, daß bei den Myriopoden das Mitteldarmepithel von den »Dotterzellen« gebildet wird, was aber Heymons (01) für *Scolopendra* nicht bestätigen konnte, indem er hier beobachtete, daß Zellen von dem Blastoderm immigrierten, und sich dann miteinander in ein Plattenepithel vereinigten.

Schon vor der Ausbildung der Cölomsäckchen stellt das Plattenepithel eine kontinuierliche Membran dar, die die Ventralfläche des Dotters bedeckt, um sich später rasch dorsal zu verbreiten und den Dotter wie in einen Sack einzuschließen. In dieser Weise wird das entodermale Mitteldarmepithel gebildet.

Die Zellen desselben werden somit anfangs nur an der Ventralseite des Blastoderms differenziert. Ob das Wachstum des Epithels nur durch Dehnung der ventral befindlichen Entodermzellen erfolgt oder ob auch dorsal Zellen differenziert werden, die an der Bildung des Epithels teilnehmen, konnte Heymons nicht entscheiden. Er hält es jedoch »überhaupt für wahrscheinlicher, daß die wenigen dorsal abgetrennten Zellen nur zu Mesenchymzellen (Blutzellen) nicht aber zu Entodermzellen werden« (l. c. 191).

Es leuchtet hier ohne weiteres ein, daß die Bildung des Mitteldarmepithels bei *Scolopendra* prinzipiell in derselben Weise stattfindet,

die ich für die von mir untersuchten Insekten beschrieben habe. Die Differenzierung der Entodermzellen erfolgt nur, wenigstens sicher anfangs, von einem der Keimscheibe der Insekten entsprechenden Gebiet des Blastoderms und etwa gleichzeitig mit einer zweiten Immigration, die die beiden Mesodermstreifen des Embryos liefert.

In keinem Falle ist an der Stelle der stärksten Immigration eine Einsenkung oder Einstülpung zu sehen. Trotzdem ist die Ähnlichkeit speziell mit denselben Vorgängen bei den Ameisen, *Formica*, eine ganz außerordentliche.

Wir brauchen nur die Fig. 32 und 43, Taf. V, Heymons', mit den Fig. 26*a*, *b*, *c* meiner Arbeit zu vergleichen.

Auch bei *Formica* werden ja ventral aus dem embryonalen Blastoderm, Keimscheibe, ursprünglich isolierte Zellen differenziert, die dann miteinander in ein Plattenepithel zusammentreten, das somit zuerst die ventrale Seite des Dotters bedeckt und das Mitteldarmepithel repräsentiert.

Wie bei *Scolopendra* dehnt sich das ventrale Mitteldarmepithel rasch dorsal aus und wird zum Sack geschlossen. Gleichzeitig wird auch der Embryo dorsal geschlossen, indem die Körperränder in der dorsalen Medianlinie miteinander verlöten (vgl. Fig. 50, Taf. VI, Heymons mit Fig. 63 meiner Arbeit).

Wir finden hier in beiden Fällen die Dottermasse von einem Doppelsack eingeschlossen, dessen Außenblatt von dem Körperectoderm, dessen Innenblatt von dem entodermalen Darmepithel gebildet wird, während lateral zwischen den beiden Blättern im Querschnitt ein Zellhaufen zu sehen ist, der die Cardioblasten repräsentiert.

Bei *Formica* ist das Mitteldarmepithel schon fertig gebildet, wenn das Stomo- und das Proctodäum entstehen und in die Länge zu wachsen beginnen. Die blinden Enden der betreffenden Darmpartien stoßen dann an das Mitteldarmepithel, was auch bei *Scolopendra* der Fall zu sein scheint, wenn wir Fig. XXXIX der betreffenden Arbeit berücksichtigen. Erst später erfolgt ein Durchbruch, wobei die Kommunikation offen wird.

Onychophoren, Crustaceen, Anneliden (Spinnen).

Im Kapitel über die Keimblätter der Arthropoden wurde schon genügend über die Herkunft des Mitteldarmepithels gesagt. Im allgemeinen können wir den Satz aufstellen, daß das Mitteldarmepithel der oben genannten Arthropodengruppen von Zellen gebildet wird, die

von der Oberfläche des Eies durch Immigration, Epibolie oder Invagination nach innen gelangen.

Daß die »Dotterzellen« an der Bildung des Mitteldarmepithels teilnehmen können, darf wohl aus denselben Gründen, die ich für die Insekten angegeben habe, als ausgeschlossen betrachtet werden. Unter den Onychophoren besitzen z. B. sowohl *Peripatus novaezealandiae* als *Eoperipatus weldoni* eine superficielle Zerklüftung. »Dotterzellen« kommen aber nur der ersteren Species zu[1].

Ebensowenig kann wohl von einem ectodermalen Mitteldarm die Rede sein, wenn auch bei gewissen Crustaceen der Vorder- und Hinterdarm im Verhältnis zum Mitteldarm eine ungemein große Partie des Darmkanals einnehmen.

2. Peritrophische Membran.

Die »peritrophische Membran«, Balbiani, wurde schon von Lyonet (1762) observiert und ist seitdem manchmal bei den Insekten wiedergefunden worden.

Betreffs der Bildungsweise derselben sind bekanntlich Plateau, Balbiani, Verson u. a. der Meinung, daß die Membrana peritrophica als eine Cuticularbildung des Mesenterons anzusehen ist, während andre Forscher, wie Vignon und Bordas erklären, daß die betreffende Membran von Zellen in der Nähe der Valvula cardiaca abgeschieden wird.

Von hier soll sich dann die Membran über den Mitteldarm verbreiten und sich auch in das Proctodäum strecken.

Eine Ausnahme machen natürlich nur diejenigen Insektenlarven, *Hymenoptera aculeata* und einige Neuroptera, bei denen noch der Mitteldarm gegen das Proctodäum abgeschlossen ist.

Die bisherigen Untersuchungen über die peritrophische Membran sind nur an Larvae und Adulti ausgeführt worden. Ich bin daher berechtigt, mich etwas eingehender mit dieser Frage embryologisch zu beschäftigen.

Eine peritrophische Membran kommt bei den von mir untersuchten Insektenembryonen nur den Ameisen zu.

Sie erscheint hier in den letzten Stadien der Embryonalentwicklung als eine homogene glashelle Schicht, welche die Dottermasse als ein Sack umschließt und vorn an der Basis der Valvula cardiaca mit einer verjüngten Partie befestigt ist.

[1] Mit »Dotterzellen« meine ich immer diejenigen Kerne, die bei der Blastodermbildung im Dotter zurückgelassen werden.

Anfangs ist die Membran dicht an das Darmepithel gedrückt und schmiegt sich genau den Innenwänden der Mitteldarmzellen an, wodurch sie oft wellenförmig erscheint, wenn sie sich später von der Mitteldarmwand abhebt.

Embryonal sind wenigstens bei *Formica fusca* höchstens zwei Membranen fertig gebildet, von denen die äußere und jüngste sich dicht an die Darmwand drückt, während die innere und ältere dem Dotter anliegt. Der Zwischenraum ist mit einem Coagulat erfüllt. Erst larval treten mehrere Membranen auf, die bekanntlich als konzentrische Säckchen angeordnet sind.

Wenn wir die Bildungsweise der Membrana peritrophica näher betrachten, ist von Anfang an gegen die Ansicht VIGNONS, BORDAS', BERLESES u. a. hervorzuheben, daß die peritrophische Membran nicht von Zellen im Vorderteil des Mesenterons abgeschieden werden kann.

Denn es sollte sich dann notwendigerweise keine kontinuierliche Membran nach hinten um die Dottermasse bilden, da die betreffende Membran chitinöser Natur ist, wie es von ADLERZ (90) nachgewiesen wurde, vielmehr müßte am Hinterpol des Mitteldarmes eine Öffnung in der Membran beibehalten werden. Eine solche habe ich aber nicht observieren können.

Ich muß daher unbedingt der Auffassung PLATEAUS beitreten, daß wir in der Membrana peritrophica eine Cuticularbildung zu erblicken haben, die wenigstens bei den Hymenopteren (Ameisen) von den Zellen des Mitteldarmepithels abgeschieden wird, wenn wir nämlich auch den Proventriculus zum Mitteldarm rechnen.

Embryologisch habe ich ja nachgewiesen, daß der Proventriculus dem ectodermalen Vorderdarm entstammt.

Es muß somit die peritrophische Membran aus einem ectodermalen Vorderteil und einem entodermalen Hinterteil zusammengesetzt sein.

Der ectodermale Vorderteil entspricht dann der von ADLERZ (90) bei Ameisen- und Wespenlarven erwähnten rohrförmigen Partie der betreffenden Membran.

3. Malpighische Gefäße.

1. *Eutermes.*

Über die Entwicklung der Malpighischen Gefäße liegen für die Termiten noch keine Angaben vor.

Sie entstehen bei diesen Insekten während der Umrollung der Embryonen als anfangs solide Zapfen, die jederseits im Enddarm nahe an der inneren Mündung desselben wurzeln.

Wie gewöhnlich unter den Insekten sind es vier und ihrer Entstehung gemäß ectodermale Bildungen, die nach außen von einer mesodermalen Zellschicht bedeckt sind.

Die inneren ectodermalen Zellen zeichnen sich durch ihre Größe und helle Farbe aus und sind dadurch von den kleinen dunklen Mesodermzellen wohl geschieden.

Eine gemeinsame Basis der Gefäße, tronc basilaire, Cholodkowsky, wird wie bei den Ameisen und *Chrysomela* ganz vermißt.

Nach der Umrollung des Embryos fangen die Gefäße an in die Länge zu wachsen. Es ist dabei zu bemerken, daß allem Anschein nach die freien Enden derselben den Medianwänden der beiden Cölomsäckchen des siebenten Abdominalsegmentes entlang geschoben werden, um zuletzt an die Vorderwände der Cölomsäckchen des achten Abdominalsegmentes zu stoßen.

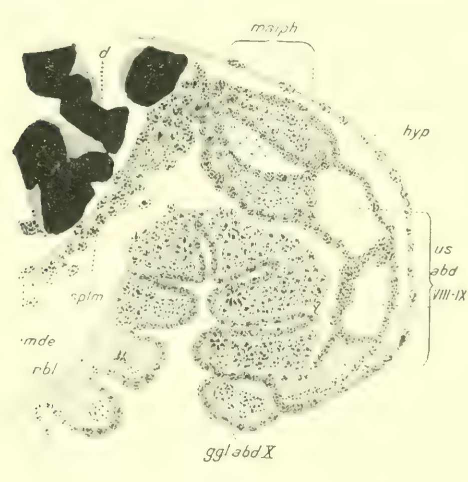


Fig. 71.

Diese Lage der Gefäße wird auch während der ganzen Embryonalentwicklung beibehalten (Fig. 71).

Die Malpighischen Gefäße bestehen jetzt aus einem Basalteil mit kleinen, dunklen Zellen und einem keulenförmigen Apicalteil, dessen Inneres von großen hellen Ectodermzellen aufgebaut ist.

Der Basalteil bezeichnet wohl die Zone des stärksten Zuwachses, da eben hier die Kernteilungsfiguren zahlreich vertreten sind.

Die großen hellen Ectodermzellen in dem Apicalteil der Gefäße werden bis zum Ende der Embryonalentwicklung beibehalten und gehen zuletzt in die gewöhnlichen kleineren Ectodermzellen über, wie sie im Basalteil vorkommen.

Während des Längenwachstums werden die Gefäße in Krümmungen und Schlingen gelegt und erhalten bald ein deutliches Lumen, das am spätesten im Apicalteil zum Vorschein kommt.

Kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen werden die Gefäße der rechten Seite nach links geschoben.

Sie liegen somit definitiv während des Embryonallebens alle zu-

sammen an der linken Seite des Proctodäums und verbreiten sich nach hinten um die betreffende Darmpartie. Dagegen habe ich nicht bemerken können, daß sie sich auch um den Mitteldarm oder noch weiter cephal ausdehnen.

2. *Formica.*

Betreffs der Entwicklung der Malpighischen Gefäße bei andern Hymenopteren geben Carrière u. Bürger (97) für *Chalicodoma* eine ziemlich eingehende Beschreibung.

Nach diesen Forschern entstehen sie bei *Chalicodoma* »nicht erst als paarige Ausstülpungen des bereits angelegten Enddarmes, sondern werden bereits vor der Enddarmanlage oder mit dieser zugleich als besondere Einstülpungen des das hintere Entodermpolster bedeckenden Ectoderms angelegt und erst nachträglich in die Enddarmeinstülpung, die von demselben Boden ausgeht, hineingezogen« (l. c. 353).

Dieser Auffassung kann ich für *Formica* nicht beitreten, denn ich habe hier deutlich observieren können, daß die Malpighischen Gefäße erst nach der Enddarmeinstülpung als vier von Anfang an hohle Zapfen entstehen.

Die Gefäße wachsen rasch in die Länge und verbreiten sich um den Hinterdarm, strecken sich aber auch ventral und lateral vom Mitteldarm bis zum letzten Thoracalsegment hinein.

3. *Chrysomela.*

Die Malpighischen Gefäße entstehen bei *Chrysomela* jederseits als drei knospenförmige Bildungen des Hinterdarmes. Sie breiten sich bald um den Hinter- und Mitteldarm aus und strecken sich cephal in Schlingen und Krümmungen in das letzte Thoracalsegment hinein, ähnlich wie ich es für *Formica* beschrieben habe.

Die Gefäße verlieren gegen Ende der Embryonalzeit das deutliche Lumen, möglicherweise durch eine Anhäufung von gelblich grünen Körnchen in den Zellen, die wahrscheinlich Concrementkörnchen darstellen und den Gefäßen ein charakteristisches Aussehen verleihen.

Nachschrift.

Als meine vorliegende Arbeit schon im Manuskript fertig war, erschien eine Arbeit von J. Philiptschenko über die Embryonalentwicklung von *Isotoma cinerea,* wo einige ebenfalls von mir behandelte Fragen in dem allgemeinen Teil der betreffenden Arbeit diskutiert worden sind.

Zuerst wird die frühzeitige Sonderung der Genitalanlage bei den Insekten besprochen.

Eine frühzeitige Sonderung der Genitalanlage findet auch bei *Isotoma* statt, indem die betreffende Anlage schon zur Zeit der Blastodermbildung im Dotter als eine selbständige Zellanhäufung auftritt, die vielleicht »aus einer bestimmten Zelle des 16- oder 32zelligen Stadiums hervorgeht« . . . (l. c. 618).

Die frühzeitige Differenzierung der Genitalzellen wird von dem Verfasser als Regel für die Insekten angenommen, indem ähnliche Verhältnisse, wie bei *Isotoma*, mehrmals u. a. von METSCHNIKOFF (66), HEYMONS (95), SCHWANGART (04) und FRIEDERICHS (06) angegeben worden sind.

Der Verfasser glaubt weiter annehmen zu können, daß eine frühzeitige Differenzierung der Geschlechtszellen auch bei andern Klassen der Arthropoden stattfindet und daß dieses als eine primäre Erscheinung anzusehen ist (HEYMONS u. a.).

Betreffs der Bedeutung der Dotterzellen bei den Arthropoden ist PHILIPTSCHENKO der Ansicht, »daß die Dotterzellen der Insekten und andrer Arthropoden nicht deren Entoderm darstellen und überhaupt in keinerlei Beziehung zu den Keimblättern stehen . . . Ihre Entstehung aus im Dotter zurückbleibenden Furchungszellen während der Ontogenese muß als die ursprünglichere Erscheinung angesehen werden« (l. c. 630). Der Verfasser kann somit die Auffassung HEYMONS betreffs des Wertes des Dotters nebst den Dotterzellen nicht teilen.

Das Stadium, wo das Ei mit Blastoderm bedeckt ist und im Innern den Dotter nebst den Dotterzellen und die Genitalanlage enthält, ist nach PHILIPTSCHENKO als ein Blastulastadium anzusehen. Die Gastrulation wird durch die Bildung des unteren Blattes »nicht mit Hilfe einer Primitivrinne, sondern durch multipolare Immigration unterhalb der gesamten Eioberfläche« bewirkt. Diese Entwicklungsweise des primären Entoderms betrachtet PHILIPTSCHENKO als die ursprünglichere, von welcher »der Prozeß der Gastrulation mit Bildung einer Primitivrinne« abzuleiten ist.

Das Mitteldarmepithel wird bei *Isotoma*, wie es schon oben angedeutet wurde, nicht von den Dotterzellen, sondern von Zellen des unteren Blattes geliefert, indem hier drei Anlagen, eine vordere, eine hintere und eine diffuse, differenziert werden. Der Verfasser glaubt duch annehmen zu können, daß das Mitteldarmepithel nicht nur bei aen Collembola, sondern auch bei allen andern Apterygoten in ähnlicher

Weise entsteht. Die diffuse Anlage wird von einem zwischen den Somiten verlaufenden Strang repräsentiert, wie es auch NUSBAUM (91), HEYMONS (95), NUSBAUM und FULINSKI (06), HIRSCHLER (09) gefunden haben.

Zuletzt ist auch das Dorsalorgan und die Embryonalhüllen der Insekten besprochen. Nach PHILIPTSCHENKO ist das Dorsalorgan der Collembola eine andre Bildung als z. B. dasselbe Organ bei vielen Crustaceen, indem es bei den ersteren sehr frühzeitig angelegt wird und deutlich einen drüsigen Charakter besitzt, während bei den letzteren das betreffende Organ als eine »Anhäufung absterbender und an der Bildung des Rückens keinen Anteil nehmender Zellen des Blastoderms« erscheint.

Auf Grund seiner Erörterungen gelangt PHILIPTSCHENKO zu dem Schlusse »daß das Dorsalorgan und die zelligen Keimhüllen der Insekten voneinander ganz unabhängig sind; ersteres ist ein rein embryonales (am ehesten wohl excretorisches) Organ der Arthropodenembryonen, letztere sind aus dem nicht am Aufbau des Embryokörpers beteiligten Blastoderm oder Hüllectoderm bei den niedersten Formen entstanden . . . (l. c. 645).

Stockholm, im Februar 1913.

Literaturverzeichnis.

ADLERZ (90), Om digestionssekretionen jämte några därmed sammanhängande fenomen hos insekter och myriopoder. Bihang till K. Sv. Vet. Akad. Handlingar. Bd. XVI.

AYERS (84), On the Development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. VII.

BALFOUR (80), Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena.

BLOCHMANN (84), Über eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verh. d. naturhist. med. Verein zu Heidelberg. N. F. Bd. III.

— (86), Über die Eireifung bei Insekten. Biol. Centralblatt. Bd. VI.

— (86), Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift d. naturh. med. Verein Heidelberg.

— (87), Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Biol. Centralblatt. Bd. VII. Morph. Jahrb. Bd. XII.

BLANCHARD (58), Du grand sympathique chez les animaux articulés. Ann. d. Scienc. natur. 4. sér. T. X.

BOBRETZKY (78), Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI.

Bordas (97), Système nerveux sympathique des Orthoptères. C. R. Acad Sc. Paris. Tom. CXXV. Nr. 5.

Brandt (35), Bemerkungen über die Mund-, Magen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. Tom. III.

— (69), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. Tom. XIII.

Brauer (94), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII.

Bütschli (70), Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX.

— (88), Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von Musca. Morph. Jahrb. Bd. XIV.

Carrière (90), Die Entwicklung der Mauerbiene, Chalicodoma muraria, im Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV.

Carrière u. Bürger (97), Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene, Chalicodoma muraria, im Ei. Nova Acta Leop. Carol.

Cholodkowsky (88), Über die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anz. Jahrg. 11.

— (89), Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVIII.

— (90), Zur Embryologie von Blatta germanica. Zool. Anz. Jahrg. 13.

— (91), Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia germanica. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. Tom. XXXVIII.

— (91), Über die Entwicklung des centralen Nervensystems bei Blatta germanica. Vorl. Mitteil. Zool. Anz. Jahrg. 14.

Claypole (98), The embryologie and oogenesis of Anurida maritima. Journ. of Morph. Vol. XIV.

Deegener (1900), Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII.

Dickel (04), Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVII.

Dohrn (70), Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX.

— (76) Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI.

Escherich (1900), Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta Leop. Carol. Bd. LXXVII.

— (01), Das Insektenentoderm. Biol. Centralbl. Bd. XXI.

Evans (02), The development of Eoperipatus Weldoni. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XLV.

Faussek (91), Zur Embryologie von Phalangium. Zool. Anz. Bd. XIV.

— (92), Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralbl. Bd. XII.

Folsom (1900), The Development of the mouth-parts of Anurida maritima. Bull. of the M. of Comparative Zool. Vol. XXXVI.

Friederichs (06), Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarmes bei Käfern. Nova Acta Leop. Carol. Bd. LXXXV.

Ganin (69), Über die Embryonalhüllen der Hymenopteren und Lepidopterenembryonen. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. Tom. XIV.

Graber (78), Vorläufige Ergebnisse einer größeren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV.

— (88), Über die primäre Segmentierung des Keimstreifs der Insekten. Morph. Jahrb. Bd. XIV.

— (88), Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten. Denkschrift Akad. Wiss. Wien.

— (89), Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschrift Acad. Wiss. Wien. Bd. LVI.

— (90), Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschrift. Acad. Wiss. Wien.

— (91), Zur Embryologie der Insekten. Zool. Anz. Jahrg. 14.

— (91), Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. XI.

Grassi (84), Intorno allo sviluppo delle Api nell'uovo. Atti Accad. Gioenia Scienze Nat. Catania. Vol. XVIII.

— (85). I progenitori degli Insetti e dei Miriopodi l'Japyx e la Campodea. Atti Accad. Gioenia Scienze Nat. Catania. Tom. XIX.

Hammerschmidt (10), Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV.

Haeckel (77), Studien zur Gasträatheorie. Jena.

Hatschek (77), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidoptera. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI.

Heatcote (86), The early Development of Julus terrestris. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XXVI.

Heider (89), Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena. Zeitschrift f. wiss. Zool.

— (97), Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralbl. Bd. IV.

Hertwig, O. und R. (81), Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena.

Heymons (90), Über die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von Phyllodromia. Zool. Anz. Jahrg. 13.

— (92), Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia germanica. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII.

— (93), Über die Entwicklung der Geschlechtszellen bei den Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin. Jahrg. 93.

— (95), Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abh. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.

— (95), Die Embryonalentwicklung von Dermaptera und Orthoptera. Jena.

— (96), Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecta apterygota. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin.

— (96), Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. Akad. Wiss. Berlin.

— (97), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII.

— (97), Über die Organisation und Entwicklung von Bacillus Rossii. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin.

Heymons (98), Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin.

— (99), Über bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken. Ein Beitrag zur Kenntnis des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin.

— (99), Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta Leop. Carol. Bd. LXXIV.

— (01), Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII.

— (05), Drei neue Arbeiten über Insektenkeimblätter. Zool. Centralbl. Bd. XII.

Heymons, R. und H. (05), Über die Keimhüllen von Machilis. Verh. d. deutschen zool. Ges.

Hirschler (09), Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII.

— (12), Embryologische Untersuchungen an Aphiden usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C.

Hofer (87), Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von Blatta. Nova Acta Leop. Carol. Bd. LI.

Holmgren (08), Termitenstudien. Teil I. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens handlingar. Bd. XLIV.

Janet (99), Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le Tentorium de la Fourmi, Myrmica rubra. Soc. zoologique de France.

Karawaiew (93), Zur embryonalen Entwicklung von Pyrrhocoris apterus. Nachr. d. Naturf. Ges. in Kiew. Bd. XIII.

— (98), Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV.

Kennel (85 u. 88), Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii und P. torquatus. Zool. Zoot. Inst. Würzburg. Bd. VII—VIII.

Knower (96), The Development of a Termite — a preliminary abstract. John Hopkins Univ. circulars. Vol. XV.

— (1900), The embryology of a Termite. Journ. of Morph. Vol. XVI.

Korotneff (83), Entwicklung des Herzens bei Gryllotalpa. Zool. Anz.

— (85), Die Embryologie der Gryllotalpa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.

— (94), Zur Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XIV.

Korschelt (87), Zur Bildung der Eihüllen, der Micropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta Leop. Carol. Bd. LI.

Korschelt u. Heider (10), Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgeschichte d. wirbellosen Tiere. Jena.

Koulaguine (92), Notice pour servir à l'histoire du développement des hyménoptères parasites. Congrès international de Zoologie. Part. I.

— (98), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII.

Kowalewsky (71), Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St.-Pétersbourg. Bd. XVI.

— (86—87), Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralbl. Bd. VI.

KOWALEWSKY und SCHULGIN (86—87), Zur Entwicklungsgeschichte des Scorpions (Androctonus). Biol. Centralbl. Bd. VI.

LÉCAILLON (98), Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris.

LUDWIG (76), Über die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI.

MARCHAL (04), Recherches sur la biologie et le développement des Hymenoptères parasites. Arch. de zool. expér. Tom. II.

MEAD (97), The early Development of marine Annelids. Journ. of Morph. Vol. XIII.

MELNIKOW (69), Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insekten. Arch. f. Naturgesch. Bd. XXXV.

METSCHNIKOFF (66), Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI.

— (66), Untersuchungen über die Embryologie der Hemiptera. Vorläufige Mitteilung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI.

— (74), Embryologie der Chilognatha. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV.

MIALL and DENNY (86), The structure and life history of the cockroach, Periplaneta orientalis. London.

NOACK (01), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX.

NUSBAUM (83), Vorläufige Mitteilung über die Chorda der Arthropoden. Zool. Anz. Jahrg. 6.

— (86), Zur Embryologie der Schizopoden. Mysis chameleo. Biol. Centralbl. Bd. VI.

— (88), Die Entwicklung der Keimblätter bei Meloe proscarabaeus. Biol. Centralbl. Bd. VIII.

— (89), Zur Frage der Segmentierung des Keimstreifens und der Bauchanhänge der Insektenembryonen. Biol. Centralbl. Bd. IX.

— (90), Zur Frage der Rückenbildung bei den Insektenembryonen. Biol. Centralblatt. Bd. X.

NUSBAUM und FULINSKI (06), Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia germanica. Zool. Anz. Bd. XXX.

— (09), Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei Gryllotalpa vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII.

PALMÉN (84), Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei den Insekten. Eine morph. Unters. Helsingfors.

PATTEN (84), The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of Blatta germ. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XXIV.

PAWLOWA (95), Zum Bau des Eingeweidenervensystems d. Insekten. Zool. Anz.

PHILIPTSCHENKO (12), Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. Die Embryonalentwicklung von Isotoma cinerea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII.

PROWAZEK (1900), Bau und Entwicklung der Collembolen. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XII.

RABITO (98), Sull'origine dell'intestino medio nella Mantis religiosa. Natural. Sicil. Ann. 2.

REICHENBACH (77), Die Embryonalanlage und die erste Entwicklung des Flußkrebses. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX.

Ritter (90), Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. L.

Ryder (86), The origin of the amnion. American Naturalist. Tom. XX.

Schimkewitsch (90), Sur la signification des cellules vitellines chez les Trachéates. Zool. Anz. Jahrg. 13.

Schwangart (04), Studien zur Entodermfrage bei den Lepidoptera. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI.

Schwartze (99), Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXVI.

Sheldon (88—89), On the development of Peripatus novaezoelandiae. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XXVIII, XXIX.

Sedgwick (85—88), The Development of the Cape Species of Peripatus. Part. I to IV. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XXV—XXVIII.

Sograff (82), Zur Embryologie der Chilopoden. Zool. Anz. Jahrg. 5.

Strindberg (13), Einige Stadien der Embryonalentwicklung bei Myrmica rubra unter besonderer Berücksichtigung der sogenannten Entodermfrage. Zool. Anz. Bd. XLI.

Stuhlmann (86), Die Reifung des Arthropodeneies. Biol. Centralbl. Bd. VI.

Tichomiroff (79), Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. Jahrg. 2.

— (90), Über die Entwicklung der Calandra granaria. Biol. Centralbl. Bd. X.

Tichomirowa (90), Zur Embryologie von Chrysopa. Biol. Centralbl. Bd. X.

Tschuproff (04), Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz. Bd. XXVII.

Uzel (97), Vorläufige Mitteilung über die Entwicklung der Thysanuren. Zool. Anz. Bd. XX.

— (97), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Campodea staphylinus. Zool. Anz. Bd. XX.

— (98), Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Königgrätz.

Verson (98), Zur Entwicklung des Verdauungskanals beim Seidenspinner. Zool. Anz. Bd. XXI.

Viallanes (91), Sur quelques Points de l'Histoire du Développement embryonnaire de la Mante religieuse. Mantis religiosa. Revue Biol. du Nord de la France. Tom. II et (91) Annal. des Sciences Nat. Tom. II.

Vitlaczil (84), Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL.

Voeltzkow (89), Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX.

— (89), Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX.

Wagner (94), Einige Betr. über die Bildung der Keimblätter, der Dotterzellen und der Embryonalhüllen bei Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XIV.

Weismann (63), Über die Entwicklung der Dipteren. Zeitschift f. wiss. Zool. Bd. XIII.

— (88), Das Zahlengesetz der Richtungskörper und seine Entdeckung. Morph. Jahrb. Bd. XIV.

Wheeler (89), The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morph. Boston.

WHEELER (90), Über ein eigentümliches Organ im Locustidenembryo, Xiphidium ensiferum. Zool. Anz. Bd. XIII.
— (91), Neuroblasts in the Arthropod Embryo. Journ. of Morph.
— (93), A contribution to Insekt Embryology. Journ. of Morph.
WIELOWIEJSKY (83), Über den Fettkörper von Corethra plumicornis und seine Entwicklung. Zool. Anz. Jahrg. 6.
— (86), Über das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII.
WILL (83), Zur Bildung des Eies und des Blastoderms der viviparen Aphiden. Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg. Bd. VI.
— (88), Zur Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Biol. Centralbl. Bd. VIII.
WILLEY (99), Trophoblast and serosa. A contribution to the Morph. of the embryonic membranes of insects. Quart. Journ. Micr. Science.
ZIEGLER (91), Die biologische Bedeutung der Amitose im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI.

Bedeutung der für alle Figuren gültigen Bezeichnungen.

a, Antennen;
abs 1—11, Abdominalsegment 1—12;
af, früheres Amnion;
ah, Amnionhöhle;
acoel, Cölomsäckchen des Antennensegmentes;
am, Amnion;
amh, Amnionfalte;
ans, Analsegment;
ant, Antennalbrücke;
ao, Aorta;
ap, Augenplatte;
apoph, Interganglionale Verdickungen;
aus, Augenspalte;
bd, Blastoderm;
bgl, Bauchmarksganglien;
blk, laterale Blutlacunen;
bls, Blastodermsyncytium;
blz, Blutzellen;
cbl, Cardioblasten;
cc, Rückengefäß;
coel, Cölomsäckchen oder Cölom;
d, Dotter;
dr, Dotterreste;
dtz, Deutocerebrum;
dcoel, Cölomsäckchen des Deutocerebrums;
dk, Dotterkern;
ds, Dorsalsyncytium;
dz, Dotterzellen;
eb, Embryo;
e, Eischale;
ekt, Ectoderm;
ent, Entoderm;
entz, Entodermzellen;
eplz, Epithelzellen des Mitteldarmes;
extb, extraembryonales Blastoderm;
extz, extraembryonale Zellen innerhalb des Körpers;
fd, Fontanelldrüse;
fk, Fettkörpergewebe;
*ggl.abd*1—11, Abdominalganglien 1—11;
ggl.fr, Ganglion frontale;
*ggl.mx*1—2, Ganglion max. 1—2;
ggl.op, Ganglion opticum;
ggl.pc, Ganglia postcerebralia;
ggl.th, 1—3, Ganglion thoracale 1—3;
ggl.vt, Ganglion ventriculare;
ggl.oes, Ganglion oesophagi;
gh, Gehirn;
glz, Ganglienzellen;
gz, Geschlechtszellen;
hg, hintere Grenzlamelle;
hp, hintere Polaranhäufung;
hyp, Hypodermis;
k, Koagulat;

ke, Keimscheibe;
kls, Kopflappensegment;
km, Kaumagen;
kr, Kropf;
ld, Labraldrüse;
lk, Längscommissur des Bauchmarkes;
lobI—IV, Lobi I—IV des Protocerebrums;
m, Muskulatur;
malph., Malpighische Gefäße;
maxI—II, Maxillen I—II;
mcr, Micropylen;
md, Mandibeln;
mde, Mitteldarmepithel;
mes, Mesoderm oder Mesodermzellen;
mesm, Mesoderm des Stomodäums;
mo, Mesoderm der Oberlippe;
ms, Mandibelsehne;
mst, Mittelstrang;
mw, Mesodermwucherung;
nbl, Neuroblasten;
nm, Neurilemm;
n.rec, Nervus recurrens;
o, Mundöffnung;
ob, Oberlippe;
oen, Oenocyten;
oes, Oesophagus;
par, Paracyten;
perz, Pericardialzellen;
pr, provisorischer Rückenverschluß;
prc, Protocerebrum;
proct, Proctodäum;
pv, Proventriculus;
rg, Rückengefäß;
sbks, Subösophagealcommissur;
sch, Scheitellappen;
sd, Dottersegmente;
ser, Serosa;
sflmd, Sehne des M. flexor mandibulae;
soek, Subösophagealkörper;
spd, Speicheldrüsen;
spks, Supraösophagealcommissur;
splm, Muskelschicht des Mitteldarmes;
st, Stigmen;
stom, Stomodäum;
tent, Tentorium;
thsI—III, Thoracalsegment I—III;
trc, Tritocerebrum;
ub, unteres Blatt;
uggl, unteres Schlundganglion;
us.abd.I—XII, Ursegment des Abdomens I—XII;
ust, Ursegment des Tritocerebralsegmentes;
vc, Valvula cardiaca;
vg, vordere Grenzlamelle;
vp, vordere Polaranhäufung;
wp, Primitivwulst.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1—5. Verschiedene Phasen der Kernwanderung zur Bildung der Keimscheibe eines *Eutermes*-Eies.

Fig. 6. Furchungskern mit Plasma aus Fig. 7; vergrößert.

Fig. 7. Die Lage der Furchungskerne im Ameisenei kurz vor der Blastodermbildung. Der Hinterpol nach rechts gerichtet.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Ei von *Formica* nach der Blastodermbildung. Das Blastoderm (*bd*) ist nur an der ventralen Eioberfläche gebildet; *ds*, Dorsalsyncytium.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt durch den Hinterpol eines *Formica*-Eies nach beendigter Blastodermbildung.

Fig. 10. Medianer Längsschnitt durch das Ei von *Camponotus* in demselben Stadium wie Fig. 13, um die verschiedenen Blastodermzonen zu zeigen.

Fig. 11. Medianer Längsschnitt durch die Hinterpartie eines *Formica*-Eies, um die extraembryonale Zellmasse (*extz*) innerhalb des Embryos zu zeigen.

Fig. 12. Isolierte Zelle der extraembryonalen Zellmasse in Fig. 11.

Fig. 13. Zwei Eier von *Camponotus* halbschematisch wiedergegeben, um die vier Blastodermzonen *a*, *b*, *c*, *d* und das Blastodermsyncytium (*bls*) zu zeigen. *I* von unten, *II* von der Seite gesehen.

Fig. 14 *a*—*c*. Drei Längsschnitte durch *Camponotus*-Eier, *a* und *b* median, *c* lateral gelegt; *b* und *c* sind demselben Ei entnommen. *sa*, Anlage der Serosa; *e*, Embryo.

Fig. 15. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo von *Camponotus* kurz nach der Entstehung der Stomodäaleinstülpung um die definitive Lage der verschiedenen Partien des extraembryonalen Blastoderms zu zeigen.

Fig. 16 *a* u. *b*. *a*, Querschnitt durch die Mittelpartie eines *Camponotus*-Embryos, um die Lage und Bau der extraembryonalen Zellen (*extz*) innerhalb des Körpers zu zeigen; *b*, eine Partie der betreffenden Zellen in Vergrößerung.

Fig. 17. Stellt dasselbe wie Fig. 16 *a*, aber in einem vorgeschritteneren Stadium dar.

Fig. 18. Verwendung der verschiedenen Blastodermpartien von *Eutermes*, *Formica*, *Camponotus* und *Musca*, schematisch dargestellt.

Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch die Keimscheibe eines *Eutermes*-Eies, um die Bildung der Embryonalhüllen, Amnionfalte (*amh*) zu zeigen.

Fig. 20. Querschnitt durch ein Termitenembryo. Die Serosa ist als Dorsalorgan (*ser*) nach innen rohrförmig gestülpt; *soek*, Subösophagealkörper; *pr* (*am*), provisorischer Rückenverschluß.

Fig. 21. Querschnitt durch die Keimscheibe eines *Formica*-Eies. Die Randzellen, (*pr*) derselben beginnen sich nach oben zum provisorischen Rückenverschluß auszudehnen.

Fig. 22. Totalpräparat von *Chrysomela*. Die Amnionfalten haben sich zur Ringfalte geschlossen.

Fig. 23. Verwendung des Amnions bei *Chrysomela*; schematisch.

Fig. 24. Medianer Längsschnitt durch die Hinterhälfte eines *Lucilia*-Embryos; *a*, After; *hm*, hintere Mitteldarmanlage; *i*, Mesoderm (Halbschematisch nach GRABERS Fig. 25.)

Fig. 25. Medianer Längsschnitt durch einen *Eutermes*-Embryo nach der Bildung und Differenzierung des unteren Blattes (*ub*); *par*, Paracyten.

Fig. 26 *a*—*c*. Drei Querschnitte desselben *Formica*-Embryos, um die Bildung des unteren Blattes zu zeigen; *a*, vorn, *b*, median, *c*, hinten gelegen.

Fig. 27. Querschnitt durch die Keimscheibe eines *Chrysomela*-Eies, um die Bildung des unteren Blattes (*ub*) zu zeigen. Die Einstülpung ist hinten am tiefsten; der Schwanzteil dorsal geschlagen.

Fig. 28 *a* u. *b*. Zwei Querschnitte durch einen *Chrysomela*-Embryo; das untere Blatt hat sich vom Ectoderm losgemacht und beginnt in *b* sich lateral zu verbreiten.

Fig. 29. Querschnitt durch einen *Chrysomela*-Embryo unmittelbar vor dem Proctodäum um die mediane Entodermmasse (*ent*) zu zeigen.

Fig. 30. Querschnitt durch denselben Embryo wie in Fig. 29, etwas mehr nach vorn gelegen. Das Entoderm (*ent*) findet sich hier nur lateral oberhalb der Cölomsäckchen.

Fig. 31. Querschnitt durch die Anlage des Protocerebrums eines *Eutermes*-Embryos vor der Umrollung. *Lob. I*—*IV*, die vier Loben des Protocerebrums; *apoph*, interganglionale Verdickungen; *ap*, Augenplatte.

Fig. 32. Querschnitt durch die Anlage des Deutocerebrums eines *Eutermes*-Embryos.

Fig. 33. Querschnitt durch das Protocerebrum eines *Formica*-Embryos, um die Bildung des Ganglion opticum (*ggl.op*) zu zeigen.

Fig. 34. Querschnitt durch den Kopf eines *Eutermes*-Embryos vor der Umrollung. Oben ist das Tritocerebrum (*trc*) und die Antennen (*a*), unten das erste Maxillarsegment geschnitten.

Fig. 35. Medianer Längsschnitt durch den Kopf eines *Eutermes*-Embryos, um die Bildung der unpaaren Ganglien des Eingeweidenervensystems zu zeigen.

Fig. 36. Querschnitt durch das erste Thoracalsegment eines *Eutermes*-Embryos. *Ggl.vt*, Ganglion ventriculare; *spd*, Drüsenzellen der Speicheldrüsen.

Fig. 37. Das Eingeweidenervensystem von *Eutermes* schematisch wiedergegeben.

Fig. 38 u. 39. Schematische Darstellung über die verschiedene Lage des ersten Paares der Tentorialeinstülpungen (*tent*) bei *Formica*; 1, 2 u. 3, Ganglien des Cerebrums.

Fig. 40 u. 41. Medianer Längsschnitt durch einen *Eutermes*-Embryo im Stadium der Dorsalkrümmung. In Fig. 40 sind drei, in Fig. 41 vier Segmente der primären Kopfsegmentierung gebildet.

Fig. 42 u. 43. Querschnitt durch einen *Eutermes*-Embryo vor der Umrollung, vorn bzw. hinten gelegen. Die drei Keimblätter sind fertig gebildet; in Fig. 42 beginnt die Bildung der Cölomsäckchen.

Fig. 44 u. 45. Teil eines Querschnittes durch einen *Formica*-Embryo um die Bildung der Cölomsäckchen zu zeigen. Fig. 45 ist einem etwas älteren Embryo entnommen.

Fig. 46—49. Querschnitte von *Chrysomela*-Embryonen verschiedener Altersstadien, um die Bildung der Cölomsäckchen und die Lageveränderungen des Entoderms (Mitteldarmepithels) (*ent*) zu zeigen.

Fig. 50. Querschnitt durch einen *Formica*-Embryo kurz vor dem definitiven Rückenverschluß.

Fig. 51. Querschnitt durch das Cerebrum einer *Formica*-Larve; die Ganglia postcerebralia (*gglpc*) und die *Aorta ceph.*, (*ao*) sind getroffen.

Fig. 52. Die Rückenpartie eines *Formica*-Embryos im Querschnitt; *rg*, Rückengefäß; *pz*, paracardialer Zellstrang.

Fig. 53. Medianer Längsschnitt durch die Anlage des Kropfes (*kr*), Kaumagen und Proventriculus (*pv*) eines *Eutermes*-Embryos; *ser*, die frühere Serosa in Auflösung begriffen; *vg*, vordere Grenzlamelle; *eplz*, *splm*, Epithel- und Muskelschicht des Mitteldarmes.

Fig. 54. Medianer Längsschnitt durch die Valvula cardiaca (Proventriculus, *pv*) und die Vorderpartie des Mitteldarmes eines *Eutermes*-Embryos; *vg*, vordere Grenzlamelle; *c*, Coagulat; *dz*, Dotterzellen.

Fig. 55. Querschnitt durch dieselben Teile wie in Fig. 54.

Fig. 56. Querschnitt durch die Analblase eines *Eutermes*-Embryos.

Fig. 57. Medianer Längsschnitt durch den Proventriculus (*pv*) eines *Formica*-Embryos.

Fig. 58. Medianer Längsschnitt durch die Übergangsstelle zwischen Vorder- und Mitteldarm eines *Chrysomela*-Embryos.

Fig. 59. Querschnitt durch das zweite Maxillarsegment eines *Eutermes*-Embryos; *entz*, Entodermzellen; *coel*, Cölomsäckchen.

Fig. 60. Querschnitt eines *Eutermes*-Embryos durch das vierte Abdominalsegment; *am*, das dorsal gelangte frühere Amnion; *blk*, Blutlacunen; *mde*, Mitteldarmepithel.

Fig. 61. Fig. 54 stark vergrößert.

Fig. 62. Querschnitt durch den Rücken eines *Formica*-Embryos um den gleichzeitigen Verschluß des provisorischen Rückenectoderms (*ekt*) und des Mitteldarmepithels (*mde*) zu zeigen.

Fig. 63. Querschnitt durch einen *Formica*-Embryo. Das Mitteldarmepithel (*mde*) und der provisorische Rücken (*ekt*) fertig gebildet. *Splm*, Muskelschicht des Mitteldarmes.

Fig. 64. Teil eines Längsschnittes durch den Mitteldarm eines *Camponotus*-Embryos; *extz*, extraembryonale Zellen zwischen Mitteldarmepithel (*mde*) und Muskelschicht desselben (*splm*).

Fig. 65. Teil eines Querschnittes eines *Chrysomela*-Embryos; *mde*, Mitteldarmepithel; der Dotter ist in Segmente (*sd*) zerklüftet.

Fig. 66. Teil eines Querschnittes eines *Camponotus*-Embryos; vgl. Fig. 64.

Fig. 67 *a* u. *b*. Längsschnitte durch das Stomo- und Proctodäum, *a* median, *b* etwas lateral gelegt. Die Entodermlamellen in Fig. 65 haben sich median vorn und hinten begegnet und sind sehr wohl von dem Ecto- und Mesoderm des Stomo- und Proctodäums geschieden.

Fig. 68 *I—IV*. *I*. Das Stomodäum eines *Chrysomela*-Embryos von oben gesehen; *a*, *b*, *c*, Querschnitte an verschiedenen Stellen des Stomodäums um zu zeigen, daß ein ectodermales Mitteldarmepithel hier ganz in Abrede gestellt werden muß. In *a* haben sich die Lamellen des Mitteldarmepithels schon dorsal von dem Stomodäum begegnet.

Fig. 69. Zwei Längsschnitte von *Musca* (schematisch nach ESCHERICHS Fig. 19, 66).

Fig. 70. Querschnitt eines *Lucilia*-Embryos (schematisch nach GRABERS Fig. 36).

Fig. 71. Lateraler Sagittalschnitt eines *Eutermes*-Embryos. Die beiden MALPIGHIschen Gefäße der einen Seite sind der Länge nach geschnitten.

Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane der Knochenfische.

Von

Alfred Lickteig.

(Aus dem zoologischen Institut Straßburg E.)

Mit 9 Figuren im Text und Tafel I—III.

Historischer Überblick.

Die Untersuchungen RATHKES (19) haben gezeigt, daß das Ovar der Knochenfische sich als eine von den Ovarien der übrigen Wirbeltierreihe verschiedene Bildung darstellt. Während sonst überall die Eierstöcke kompakte Drüsen sind, die ihre Produkte in die Leibeshöhle und von da durch selbständige Organe (die MÜLLERschen Gänge) nach außen gelangen lassen, präsentiert sich das Ovar der meisten Knochenfische als ein vom Cölom vollständig abgeschlossener Hohlsack, der einen den beiderseitigen Ovarien gemeinsamen Ausführungsweg nach außen besitzt. Die Wände dieses Hohlsackes sind bis auf ein distales Stück entweder im ganzen Umfange keimbereitend oder es ist bald nur der ventrale, bald nur der dorsale Teil als mächtige, vielfach gelappte Keimdrüse entwickelt, während der übrige Teil als dünne Haut erscheint. Diese Verschiedenheit der Ovarien der Wirbeltiere ist für die morphologische Bewertung des gesamten Geschlechtsapparates so bedeutend, daß es schlechterdings unmöglich erschien, einerseits die Verhältnisse der Teleostier dem gemeinsamen Typus einzugliedern, anderseits die Diskrepanz auf sich beruhen zu lassen. Es folgten eine Reihe neuer Untersuchungen, die alle über die alten RATHKEschen Angaben hinaus nichts wesentlich neues brachten und kaum bringen konnten. Die errungenen Kenntnisse stellten die Forscher vor die Aufgabe, eine Erkenntnis der Zusammenhänge zu ermitteln, ohne von weiteren Untersuchungen specifisch neue Entdeckungen erwarten zu können. Wenn auch von vornherein nur die Alternative

gegeben schien, entweder eine Homologisierung durchzuführen, oder einen neuen Typus aufzustellen, so ergab sich doch eine größere Mannigfaltigkeit der Meinungen, die so variabel blieben, daß selbst ausgezeichnete Forscher ihre Auffassungen wechselten, ohne doch einer Ansicht allgemeine Geltung verschaffen zu können.

Von WALDEYER (27) stammt der Versuch, die Verhältnisse der Teleostier mit denen der Selachier zu homologisieren, indem er eine Umwachsung des Ovars der Knochenfische durch die Tube der MÜLLERschen Gänge annimmt.

Während BALFOUR (1) erst einfache Verwachsung der ausgehöhlten Geschlechtsdrüse mit einem Genitalporus annahm, änderte er seine Meinung später dahin, daß auch er die Knochenfischeileiter als den MÜLLERschen Gängen der Selachier homolog auffaßte.

Umgekehrt verläßt BROCK (5) in einer späteren Arbeit die früher von ihm vertretene WALDEYERsche Anschauung, um eine Hypothese aufzustellen, die, obschon nicht auf tatsächlichen Beobachtungen beruhend, doch in gewissen Beziehungen spätere Entdeckungen antizipierte. In den Verhältnissen der Muränoiden und Salmoniden, denen ein Oviduct überhaupt fehlt, erblickt BROCK die primitiven Zustände. Er nimmt an, daß der geschlossene Oviduct mit Ovarialhöhle der andern Teleostier sich aus jeder ursprünglichen Form in der Weise entwickelt habe, daß das handförmige Ovar sich zu einem geschlossenen Rohr einrollte und caudalwärts auswuchs, um in einen Sinus urogenitalis durchzubrechen.

Als weitere ältere Hypothese ist auch noch die SEMPERS (22) zu erwähnen, der in seiner Deutung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere die Ausführungsgänge der Teleostier mit der Bildung des Hodencentralkanals homologisiert, indem er annimmt, daß die Ausführungswege der Knochenfische hervorgehen aus einer flimmernden, offenen Genitalrinne der Leibeshöhle. Da SEMPER in dieser offenen Genitalrinne ein Homologon der durch Verschmelzung der Segmentaltrichter bei den Plagiostomen entstehenden »Trichterplatten« erblickt, so glaubt er eine Homologie des »bald ganz, bald nur halb geschlossenen Ausführungsganges der Genitaldrüse der Knochenfische« mit dem ebenfalls durch Verschmelzung der Segmenttrichter entstehenden Hodencentralkanal als Resultat seiner vergleichenden morphologischen Betrachtung folgern zu können. Wenn auch, wie von den meisten späteren Autoren hervorgehoben wurde, diese SEMPERsche Hypothese jeder Grundlage entbehrt, da weder eine »wimpernde Genitalrinne«, noch »die sie einleitenden offenen Segmentaltrichter« bei Knochen-

fischen vorkommen, so bleibt dieselbe dennoch bemerkenswert, da ich glaube, in ihr den Vorläufer eines später zu erwähnenden Versuches einer Deutung der Geschlechtsverhältnisse bei den Knochenfischen erblicken zu dürfen.

Um die eben kurz skizzierten Meinungen, deren ausführliche Darstellung man in der Arbeit von Hector Jürgensen (15a) und bei Felix (9b), (Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere) findet, gruppieren sich die Anschauungen der älteren Autoren.

Wesentliche Förderung der Frage war nur durch die Erforschung der ontogenetischen Entwicklung der Ovarialhöhle und Oviducte zu erwarten.

Von bestimmendem Einfluß bei der Deutung der Geschlechtsverhältnisse der Knochenfische mußte natürlich auch die Verschiebung werden, die durch die erweiterten Kenntnisse in der morphologischen Bewertung der Müllerschen Gänge bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen eintrat.

In diesen beiden Zeichen stehen die neueren Untersuchungen.

Mac-Lead (16) unterzog sich als einer der ersten der Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung der Geschlechtsorgane und fand deren erste Anlage bei *Syngnathus acus* und *Hippocampus brevirostris* in großen Zellen des Peritonealepithels. Bei einer 54 mm großen *Belone-acus* entdeckte er an der lateralen Seite der bisher kompakten Genitalfalte eine teilweise zu einer Röhre geschlossene Furche. Da er in dieser Furche die Anlage der Ovarialhöhle erblickte, so schien ihm Brocks Hypothese in der Hauptsache bestätigt, nur daß nicht eine Einrollung der Genitalfalte nach der äußeren keimbildenden Seite, sondern eine auf der Lateralseite sich anlegende Rinne derselben zur Bildung einer Ovarialhöhle führt. Zu erwähnen sind hier noch Cunnighams (6) Beobachtungen an *Clupea sprattus,* die mit den Mac-Leadschen Angaben übereinstimmen. (Die betreffende Arbeit war mir jedoch nicht zugänglich.)

Eine vollständige und einwandfreie Darstellung der Entwicklungsvorgänge bei der Anlage und Ausbildung der Ovarialhöhle verdanken wir Hector Jüngersen. Auf Grund eines reichhaltigen und umfassenden Materials wies er nach, daß die Ausbildung der Ovarialhöhle auf zweierlei Weise erfolge.

Bei *Acerina vulgaris, Zoarces, Perca* und *Gasterosteus* tritt in der lateralen, der sogenannten Keimseite der Genitalfalte eine Furche auf, die durch die Verwachsung ihrer beiden Ränder zum geschlossenen Rohre wird.

Bei *Rhodeus amarus*, *Gobio fluviatilis* und *Esox lucius* schlägt sich die bandförmige Genitalfalte lateralwärts um, verwächst mit dem Epithel der Leibeshöhlenwand und bildet dadurch einen abgekammerten Hohlraum, der sich an beiden Enden schließt.

Da demnach die Ovarialhöhle der zweiten Gruppe, weil sich an ihrem Aufbau außer der Masse des Ovars ein Stück der Leibeshöhlenwand beteiligt, dem Ovarialkanal der ersten Gruppe streng morphologisch nicht gleichwertig ist, bezeichnet JÜNGERSEN den durch Furchenbildung entstandenen als entoovarialen Kanal, im Gegensatz zum andern, den er als parovarial charakterisiert. In diesem verschiedenen Verhalten bei der Bildung der Ovarialhöhle können wir nach JÜNGERSEN die Ursache für die Verschiedenheit der fertigen Knochenfischovarien erblicken, da die Untersuchungen gezeigt haben, daß die Fische mit centraler Ovarialhöhle ausschließlich dem entoovarialen Typus folgen, während die parovariale Entstehung der Eileiter auf Verhältnisse mit lateralem Ovarialkanal hinweist. Doch ist im letzten Falle der Schluß vom lateralen Kanal auf parovariale Bildungsweise nicht zulässig, da auch aus entovarialen Anlagen Ovarien mit lateralen Kanälen hervorgehen, sobald nur ein bei verschiedenen Species verschieden großer Abschnitt sich an der Eibereitung beteiligt, während der andre Abschnitt unter Aufgabe seiner keimbereitenden Fähigkeit sich wie Peritonealepithel darstellt.

Da durch diese Entdeckungen die Ovarialverhältnisse in noch größerer Mannigfaltigkeit erschienen, so dürfte es, um einen klaren Überblick zu gewinnen, hier am Platze sein, auf die Verhältnisse der Knochenfische ohne geschlossene Höhle einzugehen.

Eine genaue Kenntnis derselben verdanken wir der Arbeit von BROCK (5b) über die Muränoiden und den Untersuchungen MAX WEBERS (28) an den Salmoniden.

Bei den Aalen stellt das Ovar eine einfache, kompakte, im Querschnitt schwach keulenförmige Falte dar, die durch die ganze, weit hinter den After hinausreichende Leibeshöhle sich erstreckt. Die Eier gelangen also hier in die Leibeshöhle und von da durch zwei Öffnungen neben dem After nach außen.

Das Ovar der Salmoniden ist ebenfalls eine kompakte Falte, doch ist nur die vielfach gelappte laterale Seite keimtragend, während die mediale Seite von einem glatten Epithel überzogen ist, das sich in seinem caudalen Verlauf lateralwärts umschlägt und so mit der dorsalen Leibeswand die eiertragenden Lappen umschließt. Auch hier gelangen die Eier in die Leibeshöhle, aus der sie nach WEBER durch

Peritonealtrichter mit gemeinsamem Porus genitalis nach außen befördert werden.

Es ist selbstverständlich, daß schon die vergleichende Anatomie sich der Aufgabe unterzog, die Verhältnisse der Muränoiden und Salmoniden mit denen aller andern Teleostier unter einen Gesichtspunkt zu bringen. Eine vollständige Lösung des Problems blieb aber der entwicklungsgeschichtlichen Methode vorbehalten.

Während Waldeyer im Anschluß an seine oben erwähnte Auffassung des gesamten Geschlechtsapparates und ebenso Balfour trotz seines Wechsels der Gesamtanschauung von vornherein die Verhältnisse der Salmoniden und Muränoiden durch Rückbildung erklärten, ist es wiederum Brock, den seine freie Hypothese auch in dieser Frage richtig leitete und ihn in eben diesen Verhältnissen den primitiven Zustand erblicken ließ, der zu denen der andern Knochenfische überführt. Nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von H. Jüngersen dürfen wir uns ohne Bedenken dieser Auffassung anschließen und im Ovar der Aale den primitiven Zustand erblicken, von dem das halbgeschlossene Ovar der Forellen zu dem, durch Verwachsen des umgeschlagenen Faltensaumes mit der Leibeswand ganz geschlossenen, parovarialen Eierstockskanal führt. Im entoovarialen Bildungsmodus sehen wir dann einen weiteren Fortschritt des Differenzierungsprozesses, indem jetzt die selbständige Eierstockshöhle in ihrer Bildung auf die Genitalfalte lokalisiert wird. Danach haben wir die in der ganzen Tierreihe einzig dastehende Ovarialhöhle der Knochenfische als ein Stück abgekammertes Cölom zu betrachten. Die Ausnahme von der allgemeinen Regel besteht also nur darin, daß bei den meisten Knochenfischen die Eier nicht in die allgemeine Leibeshöhle, sondern in einen vollständig abgeschlossenen Teil derselben gelangen. Die physiologische Bedeutung dieses Verhaltens ist so einleuchtend, daß wir in dieser Einrichtung ein vollkommenes Äquivalent der die sichere Eibeförderung bei allen andern Wirbeltieren besorgenden Eileiter erblicken können.

Die einzigen Tiere, die kein derartiges Äquivalent aufweisen, sind die Cyclostomen. Hier besorgt die allgemeine Leibeshöhle ausschließlich die Beförderung der Eier. Da aber hier auch die männlichen Geschlechtsprodukte, die doch bei keinem Vertebraten mit Einschluß aller Knochenfische in die Leibeshöhle gelangen, ebenfalls das Cölom als Ausführungsweg benutzen, so bestätigt uns dieses Verhalten die durch die ganze Organisation der Cyclostomen begründete Anschauung, daß wir es hier mit einer vollständig abgeschlossenen Tiergruppe zu

tun haben, die wir aus dem engen Kreis der Betrachtung um so eher ausscheiden dürfen, als sie später bei Erweiterung der Frage eine um so eingehendere Berücksichtigung erfahren muß.

Wie oben erwähnt, galt die ursprüngliche Fragestellung dem Verhältnis des gesamten weiblichen Geschlechtsapparates der Teleostier zu dem der übrigen Vertebraten; insbesondere zielte die Untersuchung und mehr noch die Theorie dahin, über Sein oder Nichtsein eines Homologons der Müllerschen Gänge bei den Knochenfischen zu entscheiden. Es ist in den Verhältnissen begründet, daß die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erst die Kenntnis des Bildungsprozesses der Ovarialhöhle und damit des Verhältnisses des hohlen Knochenfischovars zu dem kompakten aller andern Wirbeltieren vermitteln mußte, bevor in Sachen der Homologisierung der Eileiter eine Klärung zu erwarten war.

Auch für diesen Hauptteil der Frage erwartete Jüngersen von seinen Untersuchungen die Antwort. Doch bevor wir auf diesen Teil seiner Arbeit eingehen, dürfte es zweckmäßig sein, kurz auf die Verschiebung einzugehen, die in der Auffassung der Müllerschen Gänge eintrat.

Wenn früher Forscher wie Waldeyer und Balfour sich für eine Homologie des Teleostiereileiters mit dem Müllerschen Gange aussprachen, so dachten sie natürlich nur an die Plagiostomen und an den bei diesen Tieren festgestellten Typus des Müllerschen Ganges. Da hier der Müllersche Gang ganz aus einer Abspaltung vom primären Harnleiter hervorgeht, mußte zur Durchführung der Homologie auch der Knochenfischeileiter in letzter Instanz vom Urnierengang abgeleitet werden. Ebenso wurden die Eileiter aller andern Wirbeltiere, die sich in ihrem fertigen Zustand im allgemeinen genau wie die der Selachier präsentieren, als echte vom Urnierengang stammende Müllersche Gänge angesehen.

Nun haben die diesbezüglichen Untersuchungen gelehrt, daß bei allen Amnioten der Urnierengang nichts mit der Bildung des sogenannten Müllerschen Ganges zu tun hat, da dieser aus einem verdickten Streifen des Peritonealepithels hervorgeht. Das vordere Ende dieses Streifens gestaltet sich zu einem in die Leibeshöhle offenen Trichter, während der übrige Streifen sich seiner ganzen Länge nach in die Körperwand einsenkt, von vorn nach hinten fortschreitend wächst und sich aushöhlt, um schließlich in die Cloake durchzubrechen. Auch für die Amphibien mehrten sich seit den Arbeiten von Hoffmann (13) und Fürbringer (10) die Beobachtungen, die ein vom Urnierengang un-

abhängiges Entstehen wenigstens eines Teiles des MÜLLERschen Ganges wahrscheinlich machten, bis es endlich auch hier den neuesten Forschungen gelang, die Selbständigkeit der Eileiter nachzuweisen und die von früheren Beobachtern angegebene Verbindung mit dem Urnierengang als eine sekundäre zu erklären.

Nach RABL (18) nimmt die Bildung bei *Salamandra maculosa* vom zweiten in die allgemeine Leibeshöhle mündenden Vornierentrichter ihren Ausgang. Es bilden sich im Peritoneum zwei Streifen cylindrischen Epithels, von denen der eine, nach FELIX Querstreifen genannt, lateralwärts die Rundung der Leibeshöhle bis zur Ansatzstelle des parietalen Lebergekröses umkreist, während der andre etwas später sich bildet und, da er senkrecht auf der Bildungsebene des ersten Querstreifens stehend, sagittalwärts nach hinten verläuft, von FELIX Sagittalstreifen genannt wird. Dieser ist die Anlage des MÜLLERschen Ganges; er löst sich von seinem Mutterboden ab und bleibt nur noch mit dem Vornierentrichter in Verbindung. Der Trichtergang desselben hat sich währenddeß schon geschlossen, so daß der jetzt von der Vorniere unabhängige, zweite Vornierentrichter als Tubenöffnung des MÜLLERschen Ganges erscheint. In seinem weiteren, caudalwärts gerichteten Wachsen legt sich der von der Leibeshöhlenwand losgelöste Sagittalstreifen dem Urnierengang dicht an, ohne jedoch in der Regel in diesen durchzubrechen. Die Ausmündung erfolgt dann in die Cloake.

Um die Schilderung zu vervollständigen, sei erwähnt, daß der Querstreifen, falls ein solcher zur Ausbildung kommt, zur Verlagerung der Tubenöffnung dient. Dies geschieht in einem eigenartigen Verschiebungsprozesse dadurch, daß sich der verdickte Querstreifen von der Leibeswand reliefartig abhebt und sich als ein, von RABL so genanntes Tubenband zu einer offenen Rinne umbildet, deren beide Ränder in die Tubenwand übergehen. Durch fortschreitendes Schließen der Tubenwände entsteht eine quere Fortsetzung des MÜLLERschen Ganges, und dessen Mündung wandert im Bogen entlang der ganzen Tubenfalte, um an deren Ende auf dem seitlichen Lebergekröse dauernd als Ostium abdominale zu bestehen.

Danach liegt die einzige Beziehung des weiblichen Genitalapparates zum Excretionssystem bei den Amphibien in der Benutzung des zweiten Vornierentrichters als entweder persistierende oder provisorische Tubenöffnung. Die ganze übrige Anlage ist auch bei den Amphibien vom Urnierengang unabhängig.

Es hat sich somit ergeben, daß vollständig verschiedene Gebilde lediglich auf Grund der gemeinsamen letzten Form- und Lage-

beziehungen und der gleichen Funktion als MÜLLERsche Gänge bezeichnet werden.

Wenn wir auch diese Auffassung der MÜLLERschen Gänge den neuesten Forschungen verdanken und auch die diesbezügliche Arbeit JÜNGERSENS einer früheren Zeit angehört, so genügt doch diesem Forscher das schon damals vorhandene Material, um diese nun bestätigte Auffassung seiner Deutung der eigentlichen Teleostierovíducte zugrunde zu legen. An entwicklungsgeschichtlichen Material war bis dahin nur die einzige Beobachtung RATHKES vorhanden, der in spät auftretenden, fadenförmigen Verlängerungen der weiblichen Geschlechtsdrüse der Knochenfische die Anlage der Ausführungsgänge erblickte. Er nahm an, daß sich die Ovarialhöhle in diese Streifen fortsetze.

JÜNGERSEN wies nun bei allen von ihm untersuchten Fischen diese Streifen nach, sah aber in denselben durch Gewebespaltungen diskontinuierliche Lichtungen auftreten, die in ihrer weiteren Entwicklung zusammenfließen und sich mit der Ovarialhöhle vereinigen. Da wo diese Lichtungen paarig auftreten, verwachsen sie caudalwärts, um als gemeinsamer Oviduct hinter dem After nach außen durchzubrechen. Da JÜNGERSEN die Ovarialhöhle zur Zeit der ersten Oviduktanlage bei verschiedenen Species in verschiedenem Zustande bald schon geschlossen, bald noch als offene Rinne fand, so nahm er an, daß es sich um eine selbständige Oviductanlage handle, die, da sie aus einem verdickten Streifen des Peritonealepithels hervorgeht, der Eileiteranlage der höheren Wirbeltiere vollständig homolog zu erachten sei. So kam auch dieser Forscher zu der Auffassung, daß die Knochenfische einen Eileiter besitzen, der zwar nicht dem MÜLLERschen Gange der Selachier, sondern dem der höheren Wirbeltiere homolog sei. Nur daß bei den meisten Teleostiern diese Organe ihre Selbständigkeit verlieren und unter Verwischung jeder histologischen Grenze mit der Ovarialhöhle zu einem einheitlichen Sacke verwachsen. Bei den Salmoniden allein bewahren diese Oviducte dauernd ihre Selbständigkeit und Funktionen.

GUIDO SCHNEIDER (20), der die Entstehung der Oviducte bei *Cobitis taenia* und *Phoxinus laevis* verfolgte, schließt sich dieser Meinung vollständig an.

Im Gegensatz hierzu verhält sich FELIX gegenüber einer Homologisierung der Eileiter der Teleostier mit einem MÜLLERschen Gange sehr zurückhaltend. Trotzdem sich dieser Forscher auf die bis dahin unwidersprochenen Angaben von JÜNGERSEN und SCHNEIDER einer selbständigen Oviductentwicklung aus Streifen des Peritonealepithels

stützen mußte, greift er auf die ursprünglich von BALFOUR aufgestellte und von diesem wieder verlassene Hypothese zurück, nach der »die Ausführungsgänge durch Verwachsung der Tunica der Geschlechtsdrüse mit dem kurzen Gang eines Abdominalporus entstehen« (S. 666). Die Schwierigkeit, mit dieser Hypothese die Annahme selbständiger Oviducte zu vereinigen, behebt FELIX dadurch, daß er nicht die Unabhängigkeit des Oviductes von der Ovarialhöhle, sondern vielmehr die Zugehörigkeit des Mutterbodens des freien Eileiters zur Genitalanlage in den Schwerpunkt seiner Betrachtung stellt. Nach diesem Forscher läßt die Genitalfalte drei Teile erkennen: »den progonalen, gonalen und den epigonalen«. Da nun der epigonale Teil, welcher afterwärts abflacht und schließlich nur noch in einer Verdickung des Cölomepithels besteht, »der Mutterboden des freien Eileiterabschnittes ist« (S. 744), so glaubt er in diesem Abschnitt des Eileiters, »nichts andres, als einen rückgebildeten bzw. nicht zur vollen Ausbildung gelangenden Abschnitt des Eierstocks, d. h. einen ovarialen Eileiter« erblicken zu dürfen. »Damit fällt jede Möglichkeit dahin, diesen Abschnitt mit dem MÜLLERschen Gang zu vergleichen« (S. 668). Die Möglichkeit eines derartigen Vergleichs scheint diesem Autor höchstens noch in bezug auf den Endabschnitt des freien Eileiters zu bestehen. Da »die Genitalleiste, aus welcher sich der Eileiter entwickelt in den seltensten Fällen bis zum After reicht«, so muß hier an den ovarialen Eileiter ein Abschnitt angegliedert werden, der eine vor der Genitalanlage vollständig unabhängige Entstehung hat. Aber auch hier hält er eine Homologie für unwahrscheinlich, sondern nimmt gerade für diesen Endabschnitt, dessen Ontogonie ihm nicht bekannt ist, an, daß er einem kurzen Abdominalporengang, also einem hintern Leibeshöhlenende entspricht.

Danach bestünde der gesamte Eileiter der Teleostier aus einem vorderen der Leibeshöhle entstammenden, einem mittleren intraperitonealen und einem distalen, die dorsalen Leibeshöhlenenden selbst darstellenden Stück. Diese drei Stücke können bei den nächstverwandten Tieren in verschiedener Länge ausgebildet sein und sich so die mannigfache Variation der Knochenfischeileiter ergeben. Wesentlich bei dieser Auffassung bleibt, daß danach sowohl die eigentliche Ovarialhöhle sowie der aus dem Genitalstreifen intraperitoneal entstehende ovariale Abschnitt des freien Eileiters Bildungen sui generis sind, die in keiner Tiergruppe ihr Homologon finden.

Da das entwicklungsgeschichtliche Material seiner ontogenetischen Befunde keineswegs für zureichend erklärt werden kann, so waren es

neben andern vergleichenden anatomischen Erwägungen gerade die Verhältnisse der Salmoniden, die JÜNGERSEN sich für eine Selbständigkeit der Oviducte der Knochenfische und infolgedessen für die Homologie der Oviducte der Knochenfische mit dem MÜLLERschen Gang entscheiden ließen, während in der Entstehung der Knochenfischeileiter aus einer Lichtung innerhalb der Peritonealstreifen von FELIX ein Beweis für die vollständige Verschiedenheit dieses Oviductes vom Eileiter der Salmoniden erblickt wird. Es ist also hier der Ort, auf die Geschlechtsverhältnisse der Salmoniden einzugehen. Unsre genaue Kenntnis verdanken wir hauptsächlich der obenerwähnten Arbeit von MAX WEBER.

Die hier in Betracht kommenden sogenannten »Peritonealtrichter« entstehen nach WEBER dadurch, daß »die Peritonealbekleidung der medialen Fläche der Ovarien sich an dessen Ende auf die Bauchwand hinüberschlägt und weiterhin bis zum Genitalporus durchläuft«, so daß auf diese Weise zwei Kanäle entstehen, welche sich »kurz vor dem Anus vereinigen und schließlich hinter dem Anus gemeinschaftlich ausmünden«. Da wo die Genitaldrüse nur ganz kurz ist, »endigt das Mesovarium nicht an der hinteren Spitze desselben, sondern läuft vielmehr durch bis zum Porus genitalis« und bildet ebenfalls durch Umschlagen den Peritonealtrichter.

Wenn also WEBER »die Peritonealtrichter für inkomplet homolog mit den Oviducten der Teleostier« erklärt, so geschieht das eben unter der Annahme, daß den Knochenfischen keine selbständigen, von der Ovarialhöhle unabhängigen Eileiter zukommen. Daher er denn auch mit RATHKE die Bezeichnung Eileiter nur als Hinweis auf ihre Funktion verstanden haben will, aber sie morphologisch für Bildungen sui generis erklärt. Demgegenüber hebt FELIX (S. 746) hervor, daß die Peritonealtrichter der Salmoniden nach WEBER keinesfalls mit den intraperitonealen Oviducten der übrigen Teleostier nach JÜNGERSEN homolog sein können. Aber eine »inkomplete Homologie« ist nach diesem Forscher auch dann nicht vorhanden, »wenn die hinteren Enden der Eileiter der übrigen Teleostier durch die Pori abdominales geliefert werden, denn dann wären die Salmonidenperitonealtrichter besondere Bildungen der hinteren Leibeshöhlenenden, während die Endstücke der Eileiter der übrigen Teleostier die Leibeshöhlensäcke selbst darstellen«.

Wenn wir davon absehen, daß es sich jetzt nicht mehr um die ganze Eierstockshöhle, sondern nur um das distale Stück des Ovarialsackes handelt, so muß uns die Kluft zwischen den verschiedenen

Anschauungen beinahe noch so groß erscheinen wie zu Zeiten der Waldeyerschen Anschauung, so daß zu ihrer Überbrückung einfache Umdeutungen nicht genügen können.

Es schien daher angezeigt, durch neue Untersuchungen einerseits die ontogenetischen Befunde Jüngersens über die Entstehung der eigentlichen Oviducte zu ergänzen und anderseits die noch unklaren Vorgänge bei der Vereinigung der beiden Peritonealtrichter und der Bildung des gemeinsamen Ausführungsganges bis zu dessen Durchbruch kennen zu lernen. Im Laufe dieser Untersuchungen zeigte sich bald die Notwendigkeit, eine allgemeine Untersuchung über die Abdominalporen anzugliedern, um über die Natur des Genitalporus Klarheit zu gewinnen.

Trotz der in diesem Punkte überaus klaren und eingehenden Arbeit von Weber ist die Verwirrung auf dem Gebiete der Abdominalporen, über die sich schon dieser Autor beklagt, keineswegs behoben. So ist noch Jüngersen genötigt, Balfour den Vorwurf zu machen, daß er *Petromyzon* zwei Abdominalporen zulege. Besonders groß ist die Verwirrung in bezug auf die Poren der Salmoniden, da hier Abdominalporen und Genitalporus sowohl in ihrer morphologischen wie physiologischen Bedeutung beständig miteinander verwechselt wurden. Um nur ein einigermaßen übersichtliches Bild zu bekommen, hat schon Weber die Ansichten klassifiziert und unter folgende fünf Rubriken gebracht:

1) Jederseits neben dem Anus findet sich ein Porus, durch den die Eier entleert werden (Cuvier und Valenciennes, Duvernoy, van der Hoeven, Bergmann, Leuckardt. Nach den drei letzten soll auch der Samen durch denselben Porus entleert werden.)

2) Einen Porus hinter dem After, der nur beim Weibchen vorkommt und durch den die Eier entleert werden, nehmen an: G. W. Müller, Vogt und Pappenheim, Milne Edwards, Gegenbaur (in einer späteren Arbeit spricht dieser von zwei Poren, durch die Geschlechtsprodukte entleert werden), Günther, Brock, Mac-Lead, Huxley.

3) Zwei asymmetrische Poren, und zwar nur beim Weibchen, der eine neben, der andre hinter dem After, wodurch die Eier entleert werden (Bridge).

4) Zwei Pori hinter dem Anus und daneben einen Porus urogenitalis (Wiedersheim).

5) Die weiblichen Salmoniden besitzen Tuben, wodurch die Eier abgeführt werden, keine Pori abdominales (Hyrtl, Stannius).

Die Feststellung, daß die Salmoniden einen zwischen Anus und Harnmündung gelegenen Genitalporus und zwei seitlich vom After gelegene Abdominalporen haben, von denen bald einer, bald beide nur rudimentär ausgebildet werden, schien geeignet, vollständige Klarheit zu geben. Dennoch scheint das von WEBER Errungene noch nicht als fester Bestand unsrer Kenntnis zu gelten. Denn während in neuester Zeit Autoren wie HALLER (12) das Vorkommen von Abdominalporen bei Salmoniden leugnen oder wie GUIDO SCHNEIDER sie für pathologische Erscheinungen erklären, nimmt FELIX dieselben ursprünglich in der Vierzahl an und läßt aus der Verschmelzung der beiden dorsalen durch Schwinden des die Scheidewand bildenden Dorsalmesenteriums den Genitalporus entstehen.

Obwohl die Literatur über Abdominalporen eine sehr reichliche ist, so sind doch die meisten Mißverständnisse zurückzuführen auf den Mangel einer präzisen Formulierung dessen, was man mit Abdominalporen zu bezeichnen hat. Bevor wir zu einer solchen gelangen, müssen wir entscheiden, ob wir in den Abdominalporen besondere Bildungen der Leibeshöhle oder einfach deren Öffnung nach außen zu erblicken haben. Wenn letzteres der Fall ist, dürfen wir aber immer nur die Durchbruchsstelle als den Abdominalporus ansehen, unbeirrt durch die Frage, ob der Durchbruch an die äußere Körperoberfläche oder in eine, vielleicht beiden Keimblättern, entstammende Cloake, oder in ein abgeschlossenes Derivat einer solchen erfolgt. Nur so werden wir entscheiden können, ob sämtliche sogenannte Abdominalporen der niederen Wirbeltiere auch homologe Gebilde sind. Eine Vergleichung mit der Entstehung des Genitalporus der Knochenfische wird uns darüber aufklären, ob wir es hier mit der Benutzung der von den Vorfahren ererbten Abdominalporen zu tun haben. Durch eine solche Entscheidung dürfte für unsre Hauptfrage Wesentliches gewonnen sein. Damit ist der Kreis der dieser Arbeit gestellten Aufgaben geschlossen.

Wenn ich in der historischen Übersicht auf den Inhalt vieler Arbeiten nicht eingegangen bin, so war ich dazu durch die zu Anfang meiner Untersuchungen erschienene ausführliche und überaus klare Darstellung von FELIX bewogen, da mir eine weitere Darstellung danach überflüssig erschien. Dieser Verzicht schien mir umso gebotener, als ich hoffte, durch die beinahe schematische Vereinfachung das Problem aus seinem historischen Werdegang klarer herausschälen zu können.

Bevor ich zur Beschreibung meiner Beobachtungen übergehe, der in einem zweiten vergleichenden Teil meine Stellungnahme zu den

oben erwähnten Fragen auf Grund der erhaltenen Resultate folgt, sei es mir vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Goette, der die Anregung zu diesen Untersuchungen gab, meinen ergebensten Dank sowohl für leitende Gedanken zu dieser Arbeit, wie für meine wissenschaftliche Erziehung abzustatten.

A. Beschreibender Teil.

Einteilung.

Es bedarf wohl nach dem oben gesagten keiner weiteren Begründung, wenn ich mit der Untersuchung über die Abdominalporen beginne. In dieser Hinsicht hielt ich es für meine Aufgabe, zuerst bei *Petromyzon fluviatilis* und bei *Torpedo marmorata* als Vertreter der Selachier den Typus eines echten Porus abdominalis festzustellen, um dann zu den Salmoniden überzugehen und Anlage und Natur der hier vorkommenden Bauchporen kennen zu lernen. Der Untersuchung über den Genitalporus schließt sich von selbst die der sogenannten Peritonealtrichter an. Damit ist auch der Übergang zum Hauptziele dieser Arbeit, der Untersuchung der Teleostieroviducte, gegeben. Obwohl sich meine Untersuchungen auf alle erreichbaren Teleostier erstreckten, so beschränke ich mich doch in der Hauptsache auf die Schilderung der Verhältnisse bei *Gasterosteus aculeatus*, *Phoxinus laevis* und *Gobio fluviatilis*, teils weil es mir nur bei diesen Arten gelang, ein einigermaßen lückenloses Material zu sammeln, teils weil mir gerade hier die Beobachtungen ziemlich eindeutig zu sein scheinen. In *Gasterosteus* haben wir einen Vertreter des entovarialen, in *Phoxinus* einen solchen des parovarialen Entwicklungsmodus vor uns, während ich *Gobio fluviatilis* deshalb wählte, weil Jüngersen gerade hier die Entwicklung eines selbständigen Oviductes beschrieben hat.

Da eine Altersbestimmung nach Laich- und Fangzeit von im Freien gesammelten Tieren doch äußerst unzuverlässig ist, so begnüge ich mich mit der Angabe der Nasen-Schwanzlänge.

I. Abdominalporen.

Petromyzon fluviatilis.

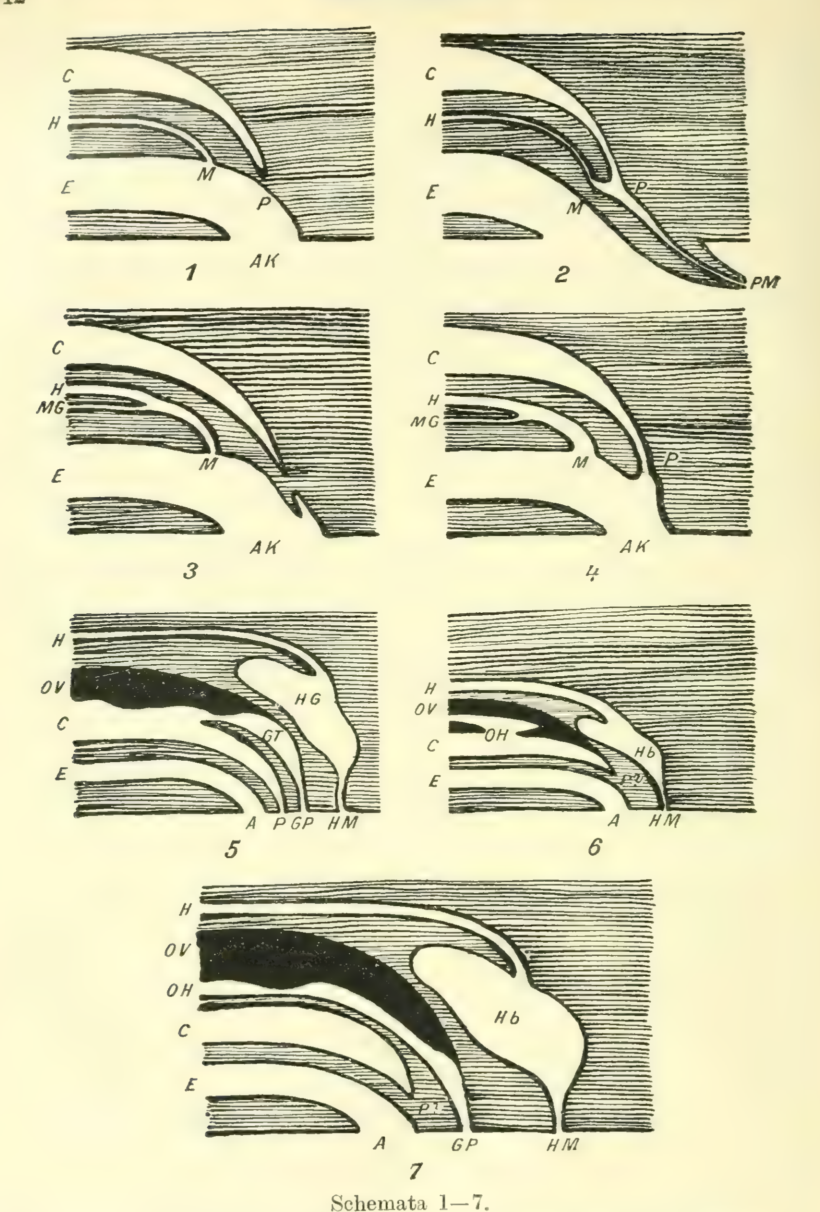
Da schon Goette (11a) die Anlage der Abdominalporen bei jungen Ammocoeten in den von ihm beschriebenen blinden Zipfeln der Leibeshöhle erkannte, und da ebenso die Verhältnisse nach dem während der Metamorphose erfolgenden Durchbruch dieser Leibeshöhlenzipfel in das gemeinsame Ende der beiden Harnleiter von Dohrn (8) auf

Querschnitten genau geschildert sind, so beschränke ich mich darauf, die Verhältnisse in einer aus Schnittserien erzielten Konstruktion wieder zu geben und durch ein Schema zu erläutern. Während des ganzen Larvenstadiums zieht sich die Leibeshöhle zu zwei neben der Cloake blind endenden Zipfeln aus. Die Harnleiter, die, jeder einzeln, in die Dorsalwand der Cloake einmünden, sind in ihrem vorderen Verlauf von der Leibeshöhle so umfaßt, daß sie in ihr suspendiert erscheinen, caudalwärts schwindet die Leibeshöhle zwischen ihnen und dem Enddarm, so daß sie kurz vor der Mündung in die Cloake mit der Darmwand verwachsen sind. Fig. 1 auf der schematischen Tafel, S. 242, dient zur erläuternden Orientierung.

Fig. 1, Taf. I, ist die Konstruktion eines Tieres nach der Metamorphose. Der Darm ist hier weggelassen, weil er in keinerlei Beziehung mehr zu den uns interessierenden Verhältnissen der Leibeshöhle und der Harnleiter steht. Die zum engen Rohr ausgewachsenen Leibeshöhlenzipfel sind lang gestreckt. Die beiden Harnleiter vereinigen sich zu einem gemeinsamen Gang, in den weiter caudalwärts die beiden Leibeshöhlen münden. Da hier die Geschlechtsprodukte die Leibeshöhlen passieren, so haben wir einen Sinus urogenitalis, der auf einer mächtigen Papille mündet. Schema 2 dient zur Erläuterung dieser Konstruktion.

Ein Verständnis der Fig. 1 dürfte sich aus einem Vergleich der beiden Schemata 1 und 2 ergeben. Denken wir uns in 1 die Leibeshöhle im Punkt P mit der Cloake kommunizierend, bezeichnen wir mit M die Mündungsstelle des Harnleiters in die Cloake und desgleichen in 2 die Vereinigung der beiden Harnleiter mit M, so wird ein Vergleich zeigen, daß zwischen diesen Punkten M und P keinerlei Verschiebung eingetreten ist. Wir können denselben Grundplan mit Leichtigkeit erkennen. Falls wir hingegen in der Papillenmündung PM den dem Punkt M in Schema 1 entsprechenden Punkt erblicken wollten, so ergäbe sich für *Petromyzon* eine Verschiebung der Harnleitermündung, die in Anbetracht der bei den Ammocoeten weit über den Punkt M hinauswachsenden Leibeshöhlenzipfel wohl schwerlich eine Erklärung finden könnte.

Eine dritte Annahme, PM dem Punkt P in 1 entsprechend zu erklären, ist, neben vielen andern Gründen, schon deshalb unstatthaft, weil, wie auch auf den Dohrnschen Abbildungen zu ersehen, das Epithel der Leibeshöhle sich scharf gegen das des übrigen Sinus urogenitalis abhebt. Auch würde in diesem Falle der Harnleiter in die Leibeshöhle münden.



Schemata 1—7.

Schema 1: Larvenstadium von *Petromyzon*; Schema 2: *Petromyzon* nach der Metamorphose; Schema 3: Jugendstadium von *Torpedo*; Schema 4: Fertiger Zustand von *Torpedo*; Schema 5. Salmonidentypus; Schema 6: Jugendstadium der Teleostier (*Gasterosteus*); Schema 7: Teleostiertypus. *A*, After; ***AK***, Cloake; *C*, Cölom; *E*, Enddarm; *GP*, Genitalporus; *GT*, Genitaltrichter; ***H***, Harnleiter; *HB*, Harnblase; *HM*, Harnblasenmündung; *M*, Harnleitermündung; *MG*, Müllerscher Gang; *OH*, Ovarialhöhle; *OV*, Ovar; *P*, Abdominalporus; *P?*, blindes Cölomende; *PM*, Papillenmündung. Bemerkung: Die Schemata stellen die Projektionsfigur einer Körperhälfte auf die Medianebene dar. Die übereinanderfallenden Umrisse sind in der Reihenfolge ihres Abstandes von der Medianebene über- und hintereinander gelegt.

Alle Schwierigkeiten schwinden, wenn wir von der ersten Annahme ausgehen. Den Sinus urogenitalis müssen wir dann folgerichtig als den dorsalen Teil der ursprünglichen Cloake ansehen, der sich während der Metamorphose abgeschnürt hat. Ob der gemeinsame Harnleiter danach von der Cloakenwand oder besser vom Enddarm abzuleiten ist, kann, obwohl das letztere sehr wahrscheinlich ist, dahingestellt bleiben. Jedenfalls liegt aber keine Berechtigung vor, die Papillenmündung *PM* für einen Porus genitalis zu erklären. Die eigentliche Geschlechtsöffnung haben wir unzweifelhaft bei *P* zu suchen. Danach besitzt *Petromyzon* zwei Abdominalporen, die als Genitalöffnungen dienen, und die sich dadurch charakterisieren, daß sie einfache Durchbruchsöffnungen der hinteren Leibeshöhlenzipfel in ein Derivat der Cloake darstellen. Der Bildung dieser Poren geht nicht die geringste specifische Anlage der Leibeshöhle voraus.

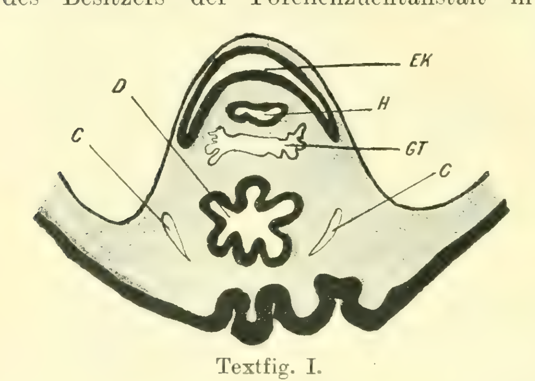
Torpedo marmorata.

Bei Jungen von ungefähr 4 cm fand ich, wie Schema 3 zeigt, die beiden Leibeshöhlenzipfel blind endigend. Eine in eine lange Oberflächenfalte auslaufende, beträchtliche Einsenkung der hinteren Ränder der dorsalen Cloakenwand reichte bis nahe an das blinde Ende des Cöloms. Wie Schema 4 illustriert, erfolgt bei älteren, etwa 10 cm großen Exemplaren der Durchbruch der Leibeshöhle in diese Tasche. Bezeichnen wir wieder diese Stelle mit *P* und die Harnleitermündung mit *M*, so zeigt ein Blick auf Schema 1 und 2 dieselbe Anordnung der Punkte; nur daß eben die Abschnürung des Sinus unterbleibt. Inwiefern der Einsenkung eine Bedeutung zukommt, weiß ich nicht. Ob der sie bildende Teil der Cloake der Körperoberfläche oder dem endodermalen Enddarm entstammt, ist infolge ihres späten Auftretens nicht mehr zu entscheiden. Da anderseits nach den Angaben von Bridge (3) bei *Torpedo narce*, die auch von ihm bei *T. marmorata* beobachtete Cloakenfalte nicht vorkommt und auch von andern Autoren direkte Mündungen der Leibeshöhle auf die eigentliche Körperoberfläche beschrieben werden, so glaube ich dieser Einsenkung eine phylogenetische Bedeutung nicht beilegen zu dürfen. Zu bemerken ist nur, daß, falls eine solche Einsenkung sich ausbildet, wir den Abdominalporus auf dem Grunde dieser Tasche, also in der Höhe des Punktes *P* in Schema 4, zu suchen haben. Wesentlich bleibt aber auch hier, daß auch bei den Selachiern die Abdominalporen sich als einfache Mündungen der Leibeshöhle nach außen erweisen. Gegenüber den Petromyzonten ergibt sich vielleicht der

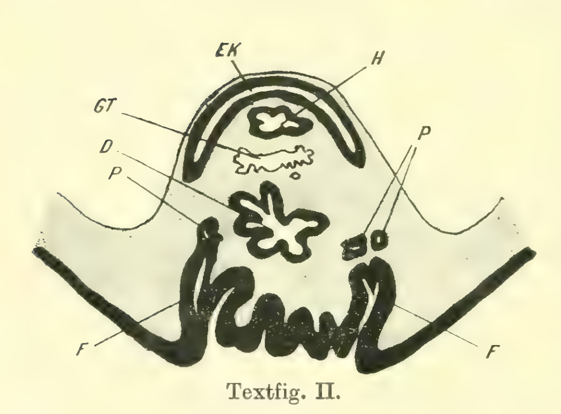
Unterschied, daß der Durchbruch in den ectodermalen Teil der Cloake erfolgt.

Salmoniden.

Das von mir untersuchte Forellenmaterial verdanke ich, abgesehen von einigen in Schwarzwaldbächen gefangenen mehrjährigen Exemplaren von *Salmo fario*, ausschließlich der Liebenswürdigkeit des Besitzers der Forellenzuchtanstalt in Wasperweiler (Lothr.), Herrn Gérard. Außer mehr oder minder ausgesprochenen Bastarden waren es hauptsächlich Lachs, Forelle und Regenbogenforelle. Von letzteren standen mir mehrere bis zu 50 cm große sogenannte Samentiere zur Laichzeit zur Verfügung. Da die Injektionsmethode sich auch bei mir äußerst unzuverlässig erwies, so ergänzte ich meine makroskopischen Befunde durch Schnittserien.



Textfig. I.



Textfig. II.

Bei allen Tieren ohne Ausnahme fanden sich neben dem After jederseits ein Abdominalporus oder ein Rudiment eines solchen.

In den nebenstehenden Figuren gebe ich die Bilder wieder, wie sie Querschnitte durch die Afterpapille beinahe regelmäßig lieferten. In Fig. I sehen wir zu beiden Seiten des Darmes die Querschnitte der schmal ausgezogenen hinteren Leibeshöhlenzipfel *C*. Einige Schnitte weiter nach hinten nähern sich die Cölomröhren der äußeren Haut, um schließlich in eine ebenfalls röhrenförmige Vertiefung einer epidermalen Hautfalte einzumünden. Fig. II zeigt in *F* diese Einsenkung. Die Wand derselben ist selbst wieder so gefaltet, daß ein Schnitt dasselbe

Lumen mehrmals treffen kann. In *P* sehen wir die Stelle, wo das peritoneale Epithel verschwunden ist und der Porus abdominalis in die äußere Hautfalte überführt.

Da wo der Abdominalporus nicht zur Ausbildung gelangt, verliert sich die in einem schmalen Spalt auslaufende Leibeshöhle von einem Querschnitt zum andern und an deren Stelle finden sich die Anschnitte der Oberflächeneinsenkungen.

Dieses ganze Verhalten zeigt, daß wir es hier mit Bauchhöhlenöffnungen wie bei den Selachiern oder mit Rudimenten solcher echten Abdominalporen zu tun haben. Gerade das Vorkommen der epidermalen Einsenkung, die so stark an die bei *Torpedo* beschriebene Einbuchtung erinnert, zeigt, daß wir es bei dem von Weber nachgewiesenen Salmoniden-Abdominalporen keineswegs mit pathologischen Erscheinungen zu tun haben. Dabei ist natürlich von vornherein zuzugeben, daß, wie Guido Schneider ausführt, durch Eiterungen, von Injektionsmitteln oder sonstigen Fremdkörpern veranlaßt, mehr oder minder rudimentäre Poren durchbrochen werden können.

Deutung der Abdominalporen.

Die Entstehung der Abdominalporen stellte sich in den betrachteten Fällen als ein so einfacher Vorgang dar, daß uns die Entwicklungsgeschichte hier keine direkte Anhaltspunkte für die phylogenetische Bedeutung gewinnen läßt. Wohl aber ergibt sich das negative Resultat, daß die Hypothese Webers, die in den Abdominalporen die letzten bestehenden Segmentalkanälchen erblickt, nicht nur nicht bestätigt, sondern daß sie sogar höchst unwahrscheinlich ist.

Als allgemeines Resultat der vorstehenden vergleichend morphologischen Betrachtung dürfte vorerst die vollständige Homologie der Poren der Salmoniden, Selachier und Petromyzonten zu betrachten sein. Obwohl dieser morphologischen Gleichwertigkeit keine gleiche Funktion entspricht, so ist doch hervorzuheben, daß auch eine Betrachtung über die funktionelle Bedeutung der Abdominalporen keineswegs gegen eine derartige Gleichwertigkeit spricht. Wenn Bless (2) es für unzulässig hält, die Abdominalporen der Teleostier von denen der Selachier abzuleiten, so spricht doch gerade der Umstand, daß auch für die Selachierporen — nachdem Bless mit Recht deren Bedeutung als hydrostatische Organe bestritten hat, und auch die von ihm aufgestellte Relation zwischen dem Vorkommen von Nephrostomen und Abdominalporen nach Bridge hinfällig ist — bis jetzt keine Funktion

gefunden werden konnte dafür, daß wir es hier in beiden Fällen mit demselben phylogenetischen Rudimente zu tun haben.

In diesem Zusammenhang muß die Beobachtung von TURNER (25) erwähnt werden. Danach sind bei *Laemargus borealis* weder beim Männchen noch beim Weibchen die sonst den Selachiern zukommenden selbständigen Ableitungswege vorhanden, und die Geschlechtsprodukte werden daher wie bei *Petromyzon* in beiden Geschlechtern durch Abdominalporen entleert. Doch abgesehen davon, daß dieses Verhalten wie FELIX hervorhebt, auch durch Rückbildung zu erklären sei, glaube ich mich vorerst nicht berechtigt, den Geschlechtsverhältnissen der Laemargiden eine prinzipielle Bedeutung zuzuerkennen. Davor warnt mich vor allem der Umstand, daß auch den Salmonidenporen, wie aus den in der historischen Übersicht zusammengestellten Ansichten hervorgeht, eine Bedeutung als Geschlechtsausfuhrwege zugelegt wurde, während sie doch den oben beschriebenen echten Abdominalporen derselben ganz gewiß nicht zukommt.

Die bis jetzt bekannt gewordenen Abdominalporen charakterisieren sich alle als einfache Öffnungen der Leibeshöhle nach außen oder in einen mit der Oberfläche in Verbindung stehenden Raum, der entweder der äußeren Haut oder der Cloake entstammt. Nur bei den Petromyzonten dienen die echten Abdominalporen den Geschlechtsprodukten als Ausfuhrwege, und zwar beiden Geschlechtern. Dagegen haben wir sie bei den Selachiern als Bildungen ohne bekannte Funktion gefunden, während vollends bei den Salmoniden, denen ebenfalls in beiden Geschlechtern Abdominalporen zukommen, die Anlage derselben mehr oder minder rudimentär sein kann und infolgedessen hier jegliche Funktion dieser Leibeshöhlenöffnungen auszuschließen ist.

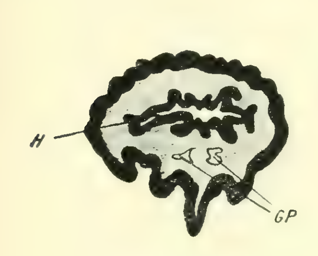
Über die Natur des Genitalporus der Salmoniden und der übrigen Teleostier und dessen Beziehungen zu echten Abdominalporen sollen die folgenden Untersuchungen Aufschluß geben.

Genitalporus.

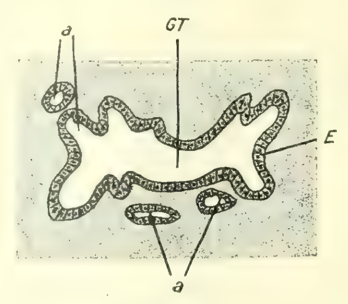
Bei allen männlichen Teleostiern außer den Salmoniden mündet der gemeinsame Ausführungsgang der Vasa deferentia in den Harnblasengang, so daß es für eine mehr oder minder kurze Strecke zu einer Urogenitalverbindung »Urogenitalsinus« kommt, und infolge dessen nur eine einzige, hinter dem After gelegene Öffnung, die Urogenitalöffnung, zu finden ist.

Im Gegensatz hierzu besitzen alle weiblichen Teleostier mit

Ausnahme der Muraenoiden einen besonderen Genitalporus, dessen Durchbruchsstelle zwischen der hinteren Afterwand und der vorderen Fläche der Harnblasenmündung variiert. Da auch die weiblichen Salmoniden außer den eben besprochenen echten Abdominalporen diesen median gelegenen Porus besitzen und durch ihn die Eier entleeren, so unterscheiden sie sich äußerlich hierin nicht von den andern Knochenfischen. Bei den von mir untersuchten Regenbogenforellen wies dieser Porus aufgeworfene, stark gerötete Randwülste auf, zwischen denen beim Abstreichen die Eier bequem austreten konnten. Außerhalb der Laichzeit war bei Tieren, die vorher keiner Bauchhöhleninjektion unterworfen waren, diese Porenmündung nicht zu finden. Bei mehrjährigen Exemplaren zeigten Schnitte an der Stelle des Genitalporus den unmittelbar vor der Papillenmündung der Harnblase blind endigenden Zipfel eines Kanals (*GP* der Textfig. III) der, wie die



Textfig. III.



Textfig. IV.

derselben Schnittserie angehörenden Textfig. II und I (*GT*) zeigen, zwischen dem kurzen Ausführgange der Harnblase (*H*) und dem Enddarm (*D*) herzieht. Dieser trichterförmige Kanal ist, wie Textfig. IV bei stärkerer Vergrößerung zeigt, von einem mächtigen cylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet.

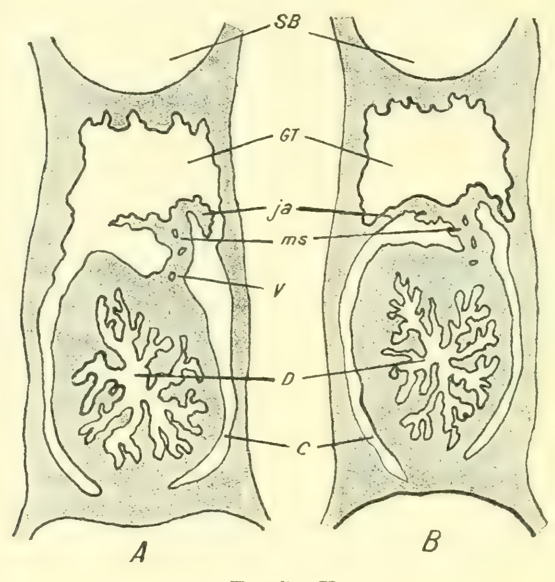
Während in bezug auf Genitalporus und den hinteren Teil des Genitaltrichters Männchen wie Weibchen sich gleich verhalten und den Salmonidenmännchen demnach kein »Urogenitalsinus« zukommt, zeigt sich, daß dieser Genitaltrichter sich beim Weibchen weiter nach vorn mächtig erweitert (Textfig. V, *B*; *GT*), um schließlich wie Textfig. V, *A* zeigt, in die Leibeshöhle zu münden.

Das bis dahin an der ventralen Trichterwand befestigte dorsale Mesenterium (*Ms*) der Textfig. V, *B* ist jetzt nur noch am Darm befestigt und ragt als frei flottierender Faltensaum in die dorsale Leibeshöhle. Infolge der ihm in der Textfig. V, *A* wie zwei Hörner aufsitzenden

medialen Reste der unteren Trichterwand erscheint es gegabelt. Zu bemerken ist noch, daß das bis zur Mündungsstelle charakteristische Trichterepithel ohne scharfe Grenze in das der Leibeshöhle übergeht.

In der Fig. 2 habe ich unter Weglassung der zwischen Harnblase und Genitaltrichter hineinragenden Schwimmblase (*SB* der Textfig. V) zur Veranschaulichung eine schematische Konstruktion derartiger Querschnittserien wiedergegeben.

Bei den männlichen Salmoniden weist der hintere Teil des Genitaltrichters im Vergleich zum Weibchen als einzigen Unterschied

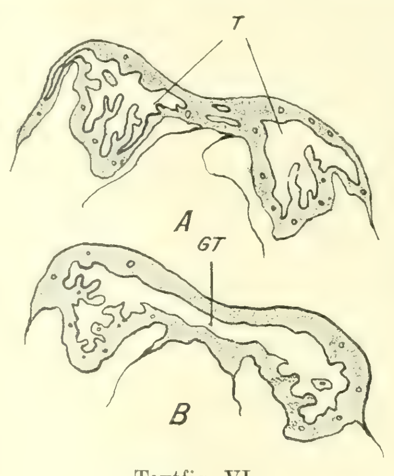


Textfig. V.

stärkere Falten und, wie Textfig. IV in *a* zeigt, sackartige Ausbuchtungen auf. Weiter nach vorn haben die Wände cavernösen Bau, der immer reichlicher wird (Textfig. VI, *B*). Ungefähr dort, wo beim Weibchen die Trichtermündung sich befindet, ist beim Männchen der Genitalgang geteilt, und die beiden Hälften präsentieren das typische Bild der dreikantigen Teleostierhoden mit weitem Hodencentralkanal (Textfig. VI, *A*, *T*). Fig. 3 gibt eine Konstruktion des Genitalganges beim Männchen.

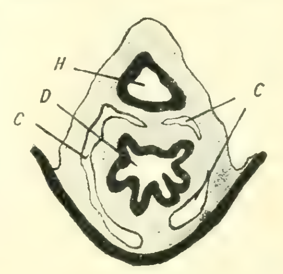
Meine Untersuchungen über die Anlage des Genitaltrichters, die sich über ein reiches Salmonidenmaterial der verschiedensten Stadien erstreckten, führte zu keinem direkten Befund. Nirgends fand ich eine besondere Anlage, von der aus die Bildung des Genitalkanals ihren

Anfang nehmen könnte. Ich glaubte mich daher zu der Folgerung berechtigt, daß eine solche nicht existiert, daß vielmehr der Kanal von der Leibeshöhle aus seinen Ursprung nimmt. Bei einem 23 mm großen weiblichen Exemplar von *Salmo salar* endigten die beiden durch ein dorsales und ventrales Mesenterium getrennten Leibeshöhlenhälften kurz vor dem After blind lateral vom Darm. Die Anlagen der Genitalfalte erstreckten sich unter der schon ziemlich großen Harnblase hindurch bis zur Stelle, wo die Blase sich zu ihrem Ausführungsgange verengt.



Textfig. VI.

Bei einem 33 mm großen Exemplar, das ich infolge seines Mangels an ausgesprochenen Eiern für ein Männchen halte, fanden sich dieselben Bilder. Die beiden typischen Mesenterien nahmen im selben Verhältnis an Breite und Stärke zu, als das Lumen der beiden Cölomzipfel sich verengerte. Doch zeigten etwa zehn Schnitte dieser Serie eine Unterbrechung des dorsalen Mesenteriums, so daß auf dieser Strecke die Leibeshöhle den Darm von oben her hufeisenförmig umfaßte. Wenngleich keine sicheren Anhaltspunkte gegeben sind, um dieses Verhalten durch Verletzung des hier allerdings noch sehr dünnen Mesenteriums zu erklären, so glaube ich doch, dieser Unterbrechung keinerlei Bedeutung beilegen zu dürfen.



Textfig. VII.

Bei *Salmo fario* von 24 mm Länge war die rechte Leibeshöhlenhälfte kürzer als die linke. Kurz vor ihrem blinden Ende war dieselbe dadurch, daß der Darm seitlich mit der Leibeswand verwachsen war, in eine kleinere dorsale und eine ventrolaterale geteilt. Ein Durchschnitt durch diese Gegend zeigt demnach drei Cölomlumina (Textfig. VII, *C*). Der dorsale Abschnitt endigte in dem lockeren Bindegewebe zwischen Darm- und Harnblasengang vor dem lateralen. Dasselbe Verhalten wies einige Schnitte gegen den After zu die linke Leibeshöhle auf.

In diesen beiden dorsalen Zipfeln erblicke ich die Anlage des Genitaltrichters. Der weitere Verlauf der Entwicklung stellt sich als einfaches Auswachsen des aus den beiden dorsalen Leibeshöhlenzipfeln entstandenen Bruchsackes dar. Die schon früh auftretende Unpaarigkeit scheint aus der doppelten Anlage unter Konkurrenz zweier sich unterstützender Momente hervorzugehen. Erstens bleibt hier das Mesenterium gegenüber dem Darm zeitweise im Wachstum zurück; ferner bleibt die eine Zipfelanlage (wohl meist die rechte) rudimentär und wird von der sich stark entwickelnden Schwesteranlage zu gänzlicher Bedeutungslosigkeit verdrängt.

Der dorsale Cölomzipfel erfüllt allmählich den ganzen Raum zwischen Harnblase und Enddarm; zugleich wird er dadurch, daß die beiden lateralen Leibeshöhlen in ihrem Wachstum beiderseits zwischen ihn und die Darmwand eingreifen, vom Enddarm abgehoben. Damit ist der fertige Zustand gegeben, wie wir ihn in Textfig. V, *B* und in der schematischen Fig. 2 und 3 vor uns haben.

Inwieweit dieser für die Weibchen gültige Entwicklungsmodus auch für die Männchen zutrifft, habe ich nicht verfolgt. Doch glaube ich nach einigen Beobachtungen annehmen zu dürfen, daß ein Anschluß des Hodens an eine von der Leibeshöhle ausgehende, dem Genitaltrichter der Weibchen entsprechende Bildung nicht vorkommt. Da ich es mir, teils weil meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, teils weil ich eine Überlastung der so schon sehr komplizierten Untersuchungen fürchtete, versagen mußte, die Geschlechtsorgane der männlichen Teleostier überhaupt in den Kreis meiner Betrachtung zu ziehen, so verzichte ich auf den Versuch, eine Erklärung für die — wie aus den beiden Konstruktionen (Fig. 2 u. 3) zu ersehen — vollständig gleiche Erscheinung des distalen Teiles des Genitalganges bei beiden Geschlechtern zu geben. Ich begnüge mich mit der Feststellung, daß auch die männlichen Salmoniden einen, dem der Weibchen ähnlichen Genitalporus besitzen, und daß es also nicht, wie bei den andern Teleostiern im männlichen Geschlecht zu einer Urogenitalverbindung kommt.

Deutung des Genitalporus.

Die vorstehenden Beobachtungen haben unzweifelhaft gezeigt, daß der Genitalporus der Salmoniden durch einen Auswuchs der Leibeshöhle gebildet wird. Felix (9a), der auf Grund von Beobachtungen einen ähnlichen Bildungsmodus annimmt, erklärt in Konsequenz seiner Annahme ebenso wie frühere Autoren aus Unkenntnis der tatsächlichen

Verhältnisse, den Genitalporus für ein Homologon der oben beschriebenen Abdominalporen; da nun bei den Salmoniden aber schon ein Paar echter Abdominalporen vorhanden ist, so geht FELIX konsequenterweise zur Annahme von ursprünglich in der Mehrzahl vorhandenen echten Abdominalporen über. Er nimmt an, daß ursprünglich der Enddarm durch laterale Verwachsung mit den parietalen Cölomwänden die beiden Leibeshöhlen sich in vier Zipfel teilte. Indem FELIX jeden dieser Zipfel selbständig nach außen münden läßt, gelangt er zu ursprünglich vier echten Abdominalporen, von denen die den ventralen Zipfeln entsprechenden vor oder neben dem After, die den dorsalen angehörenden hinter dem After anzunehmen sind. Während nun in der Regel nur ein Porenpaar, das laterale, zur Ausbildung gelangt, kommen bei den Salmoniden alle vier zur Entwicklung. Dadurch aber, daß das dorsale Mesenterium schwindet, fließen die beiden dorsalen Zipfel ebenso wie ihre Poren zusammen. Damit wäre der einfache Genitalgang mit Genitalporus der Weibchen gegeben.

Obwohl diese Auffassung in den vorstehenden Beobachtungen eine scheinbare Stütze erhält, kann ich mich derselben nicht anschließen. Einmal haben wir gesehen, daß wir die Vorstufen der echten Abdominalporen der Selachier und Salmoniden bei den Petromyzonten zu suchen haben. Aber weder bei diesen, auf relativ niederer phylogenetischer Stufe stehenden Tieren, noch bei den Selachiern haben wir auch nur den rudimentärsten Ansatz zur Bildung eines zweiten Porenpaares beobachten können. Auch ist eine derartige Bildung weder bei den den Salmoniden doch so nahe stehenden andern Teleostiern, noch überhaupt bekannt.

Ferner kommt bei den Salmoniden der Genitalporus viel später als die lateralen Abdominalporen zur Ausbildung. Während sich die funktionslosen Abdominalporen in gesetzmäßig festgelegter organischer Entwicklung anlegen, scheint die Eröffnung des Genitalporus nur unter dem Druck der abgelösten reifen Eier kurz vor der Eiablage zu erfolgen. Meine Befunde an vieljährigen Tieren lassen es mir sogar nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß die gewaltsame Eröffnung durch die Eier eine nur vorübergehende sein kann und eine zeitweise Vernarbung der Genitalöffnung Platz greift.

Auch dürfen die den unzweifelhaft echten Poren dieser Tiere entgegenstrebenden Vertiefungen der Oberhaut, von denen beim Genitalporus keine Spur zu finden ist, in diesem Zusammenhang eine diagnostische Bedeutung erlangen.

Ferner: Nach dem von FELIX aufgestellten Entwicklungsmodus

haben wir uns ursprünglich vier Leibeshöhlenzipfel mit je einem Abdominalporus zu denken. Diese vier Zipfel sind durch vier Mesenterien, ein dorsales, ein ventrales und zwei laterale getrennt. Während nun die beiden ventralen Cölomzipfel unverändert bleiben, treten die beiden dorsalen nach Schwund des sie trennenden Mesenteriums in den Dienst der Geschlechtsorgane. Der ausgebildete Genitalgang ist demnach begrenzt von den beiden lateralen Mesenterien, der oberen Darm- und dorsalen Cölomwand. Legen wir nun einen derartigen Entwicklungsverlauf der Textfig. V, S. 248, zugrunde, so haben wir in dem Mesenterium (*ms*) und der ventralen Wand des Genitaltrichters eigentlich die beiden lateralen Mesenterien zu erblicken. Da nun aber das Mesenterium (*ms*) der Figur sich deutlich als dorsales Mesenterium charakterisiert und auch wie Textfig. VIII, S. 273 zeigt, mit dem vorderen Dorsalmesenterium (*ms*) in ununterbrochenem Zusammenhang steht, so ist eine Erklärung dieses Verhaltens nur durchführbar bei Annahme von, wenn auch möglichen, so doch unwahrscheinlichen Unterbrechungen, Lageverschiebungen, Drehungen und Wiederverwachsungen. Alle diese Bedenken schwinden, wenn wir im Genitalporus eine Neubildung erblicken, die von einem im Prozeß der Abkammerung befindlichen Teil der Leibeshöhle ihren Ausgangspunkt nimmt und sich, wie dieser Abkammerungsprozeß selbst, bei den Salmoniden erst auf dem Wege zur Fixierung befindet. Wenn danach auch die Bildung des Genitalporus durch ein Derivat der Leibeshöhle in vollständig analoger Weise wie die der Abdominalporen durch die Leibeshöhle selbst erfolgt, so ist doch damit eine phylogenetische Ableitung des Genitalporus von echten Abdominalporen hinfällig. Es erweist sich nur eine Gleichmäßigkeit der Bildung unter gleichmäßigen Bedingungen.

Weitere ergänzende Aufschlüsse über die Natur dieser Neubildung können uns, außer dem in der historischen Übersicht gesagten, die folgenden Untersuchungen über die Oviductentwicklung der Teleostier vermitteln.

II. Oviducte der Teleostier.

Die eigentlichen Oviducte der Salmoniden und deren Entwicklung mußten schon gelegentlich der Untersuchung über den Genitalporus besprochen werden. Hier sind daher nur noch Ergänzungen über das Gesamtverhalten des Geschlechtsapparates nötig.

Die Ovarien zeigen den bekannten Salmonidentypus, wie er in der Textfig. VIII, S. 273 schematisch wiedergegeben ist. Die laterale Keimseite besteht aus vielgestaltigen Lappen (*OL*), die dem mehrschichtigen

Epithel der medialen Seite aufsitzen. Hinter den eiertragenden Lappen gehen die sich stark verjüngenden Ausläufer des Ovars (*oal*) ohne scharfe Grenze in das noch weiter caudalwärts sich erstreckende Mesovarium (*mso*) über und bilden mit ihm einen freien Faltensaum (*F*), der sich lateralwärts umschlagen kann. Die Ansatzstelle dieser gekröseartigen Bindegewebsfalte konvergiert anfangs nur schwach, später aber stark mit der des dorsalen Mesenteriums, bis die beiderseitigen Falten kurz vor der weiten Mündung (*GTO*) des Genitaltrichters (*GT*) in die Leibeshöhle in dem Mesenterium auslaufen (Punkt *X*).

Wenn sich auch meine Beobachtungen mit den WEBERschen Angaben nicht vollständig decken, so läßt sich wohl nicht bezweifeln, daß der oben beschriebene Genitaltrichter mit der von WEBER als gemeinsamer Ausführungsgang der Peritonealtrichter beschriebenen Bildung identisch ist. Obschon nach WEBER die Peritonealtrichter je nach der Species eine verschieden starke Ausbildung erlangen können, so ist doch unter Hinweis auf die Textfig. V zu bemerken, daß nach diesem Autor eine doppelte Trichtermündung in die Leibeshöhle anzunehmen ist. Weil das in den von mir beobachteten Fällen keineswegs zutraf, so vermied ich schon aus diesem Grunde die Bezeichnung »Peritonealtrichter«. Da demnach das von mir beschriebene Gebilde nur mit dem gemeinsamen Mündungsgang der WEBERschen Peritonealtrichter identisch sein kann, wählte ich im Vorstehenden unter Hinweis auf die Funktion den Namen Genitaltrichter. Mein eigentlicher Zweck ist dabei, die, wenn auch noch so leisen, mir aber wesentlich erscheinenden Unterschiede in der Beobachtung nicht durch gleiche Benennungen zu verwischen, bevor durch eine allgemeine Diskussion die Konturen gegenseitiger Meinung scharf und klar ausgezogen sind.

Vorerst sei nochmals erwähnt, daß der Oviduct der Salmoniden keiner besonderen Anlage im Peritoneum entstammt, sondern eine von der allgemeinen Leibeshöhle ihren Ursprung nehmende Neubildung darstellt.

Teleostier mit Ovarialhöhle.

Über Anlage und Entwicklung der Ovarialhöhle ist alles Wesentliche in der einleitenden Übersicht enthalten. Nach meinen eignen Untersuchungen kann ich die Theorie von BROCK und MAC LEOD über die Entstehung der eigentlichen Ovarialhöhle voll und ganz anerkennen. Insbesondere decken sich meine Befunde mit den Beobachtungen von JÜNGERSEN. Bei *Gasterosteus aculeatus* erfolgt die Anlage und Ausbildung der Ovarialhöhle genau nach dem von JÜNGERSEN bei *Acerina*

vulgaris und *Zoarces* festgelegten entoovarialen Typus: In der bis dahin kompakten Genitalfalte tritt auf der lateralen Seite in unmittelbarer Nähe der dem Mesovarium entgegengesetzten ventralen Kante der Gonade eine Furche auf, die sich vertieft und deren Ränder miteinander von vorn nach hinten fortschreitend verwachsen und so schließlich im Bereich des ganzen Ovars einen abgeschlossenen Kanal, die Ovarialhöhle, bilden. Bei *Rhodeus amarus*, *Gobio fluviatilis*, *Leuciscus rutilus* und *Phoxinus laevis* hinwiederum fand ich den Verlauf der Bildung der Ovarialhöhle genau so wie ihn JÜNGERSEN bei *Rhodeus*, *Gobio* und *Esox* beschrieben hat, und der von diesem Forscher als parovarialer Entwicklungsmodus charakterisiert wurde. Die bandförmige Genitalfalte schlägt sich lateralwärts um, verwächst mit ihrer äußersten Kante und der lateralen Cölomwand und bildet so einen Kanal, der sich an beiden Enden schließt. Mit diesen Entdeckungen ist die ontogenetische Abstammung desjenigen Teiles des Eierstockkanals der Teleostier festgelegt, der sich im Bereich der ursprünglichen Keimdrüse befindet und den ich bisher als »Ovarialhöhle« bezeichnet habe. Wenn sich auch im fertigen Zustande der gesamte Eierstockkanal von seinem cranialen Ende bis zu seiner caudalen Mündung nach außen als einheitliche Bildung präsentiert, so bleibt doch die Frage, ob diese Einheitlichkeit auch in genetischer Beziehung vorliegt. Da nun, wie oben ausgeführt, einerseits nach dem Vorgange von JÜNGERSEN die meisten neueren Autoren eine selbständigere Anlage des hinteren Teiles der Ausführwege der Eier annehmen und somit den gesamten Ovarialkanal aus einer Ausgliederung von besonderen selbständigen Oviducten an die Ovarialhöhlen erklären, anderseits FELIX die Gesamtbildung aus einer Angliederung eines hinteren Leibeshöhlenabschnittes an die vordere Ovarialhöhle sich entstanden denkt, so wählte ich, um eine jedesmalige Erklärung zu ersparen, für die Gesamtheit der eiausführenden Wege die Bezeichnung »Ovarialsack«, während ich als Ovarialhöhle nur diejenigen Teile des Kanals bezeichne, die nachweisbar aus abgekammerten Cölomabschnitten hervorgehen.

Es gilt also nunmehr festzustellen, wie die fertige Ovarialhöhle sich weiter entwickelt und vor allem, wie die Kommunikation derselben mit der Außenwelt bewerkstelligt wird.

Gasterosteus aculeatus.

Durch JÜNGERSEN wissen wir, daß die Bildung der Ovarialhöhle bei *Gasterosteus* nach dem entovarialen Typus erfolgt. Auf Taf. II

ist in Fig. 6—10 eine Querschnittserie von einem 13 mm großen Jungen wiedergegeben, die diesen Vorgang illustriert. Die Ovarien beginnen unter dem hinteren Ende der Schwimmblase und erstrecken sich bis unter die Harnblase. Sie sind in ihrem cranialen Teil in ziemlichen Abstand vom Mesenterium an der Schwimmblase und weiter hinten unter den primären Harnleitern befestigt (Fig. 6 u. 7); afterwärts nähern sie sich dem Mesenterium immer mehr, um schließlich im dorsalen Teil des breiten Mesenteriums (Fig. 8) zu einer einheitlichen Masse zu verschmelzen (Fig. 9). Noch weiter caudalwärts verjüngt sich dieser Eierstockstrang stark, um sich schließlich als dünner Streifen großkerniger Zellen hinter den blinden Enden der Leibeshöhle im Afterpfropf ungefähr unter der Einmündung der Harnleiter in die Harnblase zu verlieren (Fig. 10). Nach vorn zu ist der rechte Eierstock länger als der linke. Die in der vorderen Hälfte schon vollständig geschlossene Ovarialhöhle ist von einem platten Epithel ausgekleidet. Sie hat eine laterale Lage und mündet vorn blind. Die Ovarien, deren Querschnitt hier stark keulenförmig ist, verjüngen sich cranialwärts von diesem blinden Ende rasch und verlaufen im Peritoneum als zwei Genitalstreifen, in denen die Geschlechtszellen je weiter nach vorn sich um so weniger entwickelt zeigen. In der caudalen Hälfte der Ovarien finden wir die Höhle noch als eine tiefe Furche der lateralen Eierstockseite (Fig. 7). Nach hinten zu nimmt aber die stärkere Masse der medialen Ovarialwand ab, und dadurch erhält die Furche hier eine mediale Lage (Fig. 8). Mit dem Verwachsen der beiderseitigen Genitalanlagen gehen die Furchen wieder in geschlossene Röhren über, die blind im Genitalstrang endigen. Wie aus der ungleichen Größe der beiden Lumina in Fig. 9 zu ersehen, ist hinten die rechte Röhre etwas kürzer als die linke. Schema 6, S. 242, stellt dieses Stadium dar.

Die in diesem Stadium noch offene Ovarialhöhle schließt sich bald ganz. Während die Eier rasch heranwachsen und durch die Bildung der Dottermassen ihrem fertigen Zustand entgegenreifen, erweitert sich die Ovarialhöhle. Im vorderen Teil behalten wie bisher sämtliche Ovarialwände ihre keimbereitende Tätigkeit; weiter nach hinten lokalisiert sich die eiertragende Ovarialmasse auf die dorsale Wand, während der übrige Teil des Eierstocks aus starken bindegewebigen Wänden gebildet wird. Mit dem weiteren Auswachsen verdünnen sich diese Wände noch und gehen dabei in membranöse epitheliale Hüllen über. Die hier mit breiter Basis den beiden primären Harnleitern anliegenden Ovarien rücken einander näher, bis erst ihre Massen und dann auch ihre Lumina durch Verschwinden des zwischen

ihnen gelegenen Bindegewebes und Ovarialstromas zu einem einheitlichen Sacke verschmelzen. Die Abbildungen 11—15 stammen von einem 23 mm großen Exemplar, dessen Ovarialhöhle sich in dem eben beschriebenen Stadium befindet. Das Sacklumen hat die eiertragende Fläche in seinem Wachstum überholt, so daß ein Querschnitt durch diese Stelle (Fig. 13) den Ovarialsack nur von Wänden gebildet erscheinen läßt, deren Zellen ausschließlich den Charakter indifferenter Peritonealzellen tragen. Ein Vergleich dieser Figur mit der derselben Stelle des vorhergehenden Stadiums entsprechenden Fig. 10 erinnert aber daran, daß die Genitalanlage sich über diese Stelle hinaus erstreckt. Dies bestätigt uns der noch weiter zurückliegende Schnitt der Fig. 14. Von der linken Leibeshöhle ist nur noch ein dorsaler Zwickel *C* vorhanden; die rechte hat sich in einen sehr schmalen Spalt zusammengezogen. Das Lumen des Ovarialsackes *OH* präsentiert sich als ein die ganze Breite des Afterpfropfes durchquerender Blasengang, der von der über ihm lagernden Harnblase zusammengedrückt ist. In der dorsalen Wand dieser Gegend finden sich spärliche große Zellen, die ich ohne Bedenken für sich entwickelnde Ureier ansehe (Ei der Fig. 14).

Noch weiter zurück ist der Cölomrest verschwunden und der Ovarialsack ist mit seinem breiten Lumen ganz in das starke Bindegewebe zwischen Blasenurethra und After eingebettet (Fig. 15). Hier endigt er blind.

Die nächst älteren Stadien bieten nichts wesentlich Neues. Mit dem Anwachsen der Eimasse schwillt der ganze Ovarialsack an. Sein Lumen dehnt sich und dringt weiter nach hinten. Auch in den bis dahin scheinbar indifferenten distalen Teilen der Dorsalwand beginnen sich die Zellen zu Eiern zu differenzieren, so daß beim auswachsenden Tier die Eierstocksmasse bis an das blinde Ende des Sackes reicht. Die Fig. 16 und 17 zeigen Bilder, wie sie Querschnitte durch geschlechtsreife ausgewachsene Tiere zeigen. Bei *A* in Fig. 16 sind die auslaufenden Afterfalten noch getroffen. Der zweite Ovarialsack erfüllt den Raum bis zur Harnblase. In der rechten Dorsalecke (*Ei*) sehen wir den Anschnitt eines voll ausgebildeten jungen Eies. Soweit nach hinten erstreckt sich die Ovarialmasse. Unmittelbar danach endigt der Sack blind. Zuweilen ist er so stark an die Gewebsmasse des hier in stark nach hinten convexen Bogen herabsteigenden Harnblasenganges gepreßt, daß er ihn noch halbwegs umgreift. Der kurz auf Fig. 16 folgende Schnitt Fig. 17 zeigt dieses Verhalten. Die diesem Umstand zuzuschreibende Paarigkeit der Ovarialzipfel ist daher auf diesem Schnitt eine rein zufällige und ohne weitere Bedeutung.

Zum Schluß erwähne ich, daß es mir unter all der großen Zahl der untersuchten Objekte, bei denen bis zu 4 cm große Weibchen sich befanden, nicht gelang, einen Durchbruch des Ovarialsackes nach außen zu beobachten. Da nun der Stichling nur 3 Jahre alt werden soll, so ließe sich dieses Verhalten dadurch erklären, daß es nur zu einer einperiodigen Eiablage käme. Doch bin ich sonst auch hier nicht abgeneigt, eine Vernarbung des Genitalporus nach erfolgter Eiablage anzunehmen.

An den hiermit abgeschlossenen Beobachtungen an *Gasterosteus* findet sich nichts, was auf eine Anlage von selbständigen Oviducten schließen läßt. Im Gegenteil: eine derartige Anlage ist vollständig ausgeschlossen. Wie die nach dem entovarialen Bildungsmodus von der allgemeinen Leibeshöhle abgekammerte Ovarialhöhle nach vorn in die Genitalfalte hinein fortwächst, so stellt sich auch die Ausbildung ihres distalen Abschnittes als ein einfaches Auswachsen dar, das im Rhythmus des Allgemeinwachstums des Tieres erfolgt. Anders läßt sich das Auftreten von Genitalzellen und Eiern bis in die hintersten Teile der Dorsalwand nicht erklären. Für *Gasterosteus* dürfte daher jede Beteiligung von unabhängig von der Ovarialhöhle entstehenden, selbständigen Eileitern am Aufbau des Ovarialsackes ganz und gar auszuschließen sein.

Phoxinus laevis.

Über die Entwicklung der Ovarien bei *Phoxinus laevis* liegen Beobachtungen von Vogt (26) und Guido Schneider (20) vor. Während ersterem die Entstehung des Eierstockkanals unbekannt blieb, beschreibt Schneider eine solche, die von dem auch für *Phoxinus* von Jüngersen angenommenen parovarialen Bildungsvorgang stark abweicht.

Nach Schneider bestehen bei Fischchen bis zu 10 mm Länge die Ovarialanlagen in verdickten Streifen des dorsalen Peritoneums, die sich bei ihrem weiteren Wachstum »lateralwärts unter der Schwimmblase, dem Peritonealüberzug derselben dicht anliegend, ausbreiten, bis sie die Leibeswand erreichen«. Hier »verwächst der laterale Rand des Ovariums mit der Leibeswand«. »Sobald dieser Moment (bei 14—15 mm Länge) eingetreten ist, scheint seröse Flüssigkeit zwischen das Peritonealepithel und das demselben bis jetzt fest anliegende Ovarium einzudringen, so daß das Ovarium vom Peritoneum abgedrängt wird und zwischen beiden ein spaltförmiger Hohlraum entsteht, der bald sehr weit wird und den Ovarialkanal darstellt. Nur an seinen beiden Rändern, die sich zu dünnen Ligamenten ausziehen, bleibt das

Ovarium am Peritonealüberzug der Schwimmblase einerseits und der Leibeswand anderseits befestigt« (S. 230). In dieser seiner Beobachtung erblickt Schneider eine Bestätigung der Angabe von C. Vogt, nach der sich wie bei *Phoxinus* «aucune trace d'un recoquillement des bords pour former un canal» nachweisen läßt, und der Schneider Seite 3 ausdrücklich zustimmt. Demgegenüber muß ich bemerken, daß in den von mir beobachteten Fällen die Bildung der Eierstockshöhle nach dem reinen parovarialen Entwicklungsmodus erfolgt. Bis zu der Größe von 14 mm erscheint die Genitalfalte kompakt. Ihr Aussehen entspricht der Schneiderschen Beschreibung der jüngeren Stadien. Bei Jungen von 16—19 mm ist die Genitalfalte an ihren beiden Enden eine Strecke weit mit der Leibeswand verwachsen, während die mediale Partie eine zwischen Peritoneum und Genitalfalte gelegene Rinne aufweist. Die schon geschlossenen Teile des Ovarialkanals kommunizieren noch an beiden Enden mit der Leibeshöhle und verlaufen in sich abflachende Rinnen. Es ist also noch zu keinem Abschluß der Enden und daher zu keinem in der Genitalfalte blind endigenden Ovarialkanal gekommen. Dagegen treten, cranialwärts von der parovarialen Kanalanlage, zwischen dem in der Regel dem Peritoneum dicht anliegenden kompakten Ovarium und der Peritonealwand spärliche, diskontinuierliche Lichtungen auf, die aber wohl in der Annahme, daß hier die Genitalfalte nicht so innig dem Peritoneum anhaftet, eine ungezwungene Erklärung finden. In den Fig. 19 und 20 sind Querschnitte abgebildet, die durch die Vorderenden des Ovariums eines in diesem Stadium befindlichen Tieres führen. Da rechts das Ovar sich weiter nach vorn erstreckt als links, so zeigt Fig. 19 in *a* eine der ventralen Schwimmblasenwand dicht angepreßte solide Genitalfalte, während *h* einen durch Verwachsen der Ovariumkante mit der lateralen Seitenwand abgeschlossenen Kanal darstellt. Dieser Ovarialkanal erweist sich in seinem weiteren Verlauf als typisch parovarial. Die schon in Fig. 20*b* sich gegen das Ovarium stark absetzende Verwachsungsbrücke ist wenige Schnitte afterwärts unterbrochen oder, besser gesagt, noch nicht ausgebildet, so daß von hier ab auf eine lange Strecke eine offene Rinne zu finden ist. Das Ovarium *a* dieses Schnittes zeigt dieses Bild. Doch haben wir es hier, wie ein Blick auf den vorhergehenden Schnitt in Fig. 19 zeigt, mit der vorderen Mündung einer, wie oben geschildert, vorn noch nicht geschlossenen Höhle zu tun. Der laterale Wulst (*rs*) erinnert zwar an den von Jüngersen bei *Gobio fluviatilis* beobachteten lateralen Streifen, ist aber hier keineswegs mit einer Oviductanlage in Zusammenhang zu bringen da er ja nach

vorn weist und als eine Spannungsfalte zu erklären ist, die durch Zug des infolge der regen eibildenden Tätigkeit sicher unter starken Spannungszuständen befindlichen Ovars noch eine kleine Strecke über die Anwachsungsstelle hinaus hervorgerufen wird. Auf den folgenden, bis Fig. 30 derselben Schnittserie entstammenden Abbildungen ist das rechte Ovarium nicht mehr gezeichnet, weil es in keiner Hinsicht vom parovarialen Bildungsmodus differiert. Das linke Ovarium hingegen weist eine interessante Komplikation dieses Vorganges auf.

In den auf Fig. 19 folgenden Schnitten ist das Ovarium mit der lateralen Bauchwand verwachsen (Fig. 21). Es stellt ein breites, ausgespanntes Band dar, das den dorsalen Leibeshöhlenwinkel mehr oder minder horizontal abschließt (Fig. 22). Weiter caudalwärts verbreitert sich dieses Band noch bedeutend, indem die laterale Befestigungsstelle fixiert bleibt, dagegen die mediale, dem Mesovarium entsprechende, sich entlang der Schwimmblasenwand bis zur Mittellinie vorschiebt (Fig. 23—25). Das dorsale Darmmesenterium ist an dieser Stelle infolge der Schlingenbildung des Darmes verschwunden. Die in den Abbildungen mit *i* bezeichneten Gewebsmassen sind das von Vogt und Schneider beschriebene, dem Darm aufsitzende Fettgewebe. Es füllt hier die ganze Leibeshöhle und ist mit dem zum größten Teil noch aus indifferenten Peritonealzellen bestehenden Ovarium so dicht verwachsen, daß die Bestimmung der beiderseitigen Grenzen nicht immer möglich ist. In der von großmaschigem Fettgewebe umhüllten Schwimmblasenwand sieht man ein dichtes Capillarnetz ziehen, das durch die mediale Ansatzstelle mit den Blutgefäßen der Gonade (*Gv*) kommuniziert (Fig. 23 u. 24). Während der mediale Teil der Genitalfalte (*Ov*) sich stark entwickelt, nimmt im lateralen, den ganzen Darm in weitem flachem Bogen überspannenden Teil die Ovarialmasse rasch ab (Fig. 25), so daß er nur noch als dünnes Ligament, der mediale Teil hingegen als dicker Wulst erscheint. Dies ist auf der folgenden Fig. 26 in noch stärkerem Maße der Fall. Die ganze Ovarialmasse scheint hier in das Mesovarium und seine stark verbreitete Ansatzstelle verschoben. Die beiden Anheftungsstellen des im Durchschnitt eine einfache, aber tiefe Schlinge bildenden Ovars haben sich einander genähert. Die ganze Gonade nimmt jetzt eine schiefe Lage ein, die die Fortsetzung des medialen Teiles als dorsale, die des lateralen Abschnittes als ventrale Wand erscheinen läßt (Fig. 26). Die Gewebsverminderung in diesem ventrolateralen Teil schreitet rasch fort, und der Zusammenhang mit der Peritonealwand hört auf (Fig. 27). Auf diesen und den folgenden Schnitten (bis Fig. 29) erscheint dieser Teil nur noch als freie, lateral-

wärts umgeschlagene Falte, die mit einer kurzen Rinnenbildung (Fig. 29) in die Gonadenspitze ausläuft. Von hier ab zeigen Querschnitte das Ovar mit der bekannten keulenförmigen Gestalt (Fig. 30). Die allgemeinen Lageverhältnisse kurz vor dem caudalen Ende der Ovarien sind aus der Orientierungsfigur 31 zu ersehen. Während das rechte Ovar die normale Lage einnimmt, zeigt das linke als Resultat des eben geschilderten abweichenden Verlaufs eine nahezu mediane Lage und eine Stellung, die der normalen insofern direkt entgegengesetzt ist, als die Genitalfalte nicht lateralwärts, sondern medianwärts angeschlagen erscheint. Die Kenntnis dieses Falles erspart mir wohl eine Diskussion der Abhebungstheorie SCHNEIDERS. Doch glaube ich mit der Annahme nicht fehl zu gehen, daß auch in den von SCHNEIDER beobachteten Fällen der Ovarialkanal mit der lateralen Verwachsung fertig gebildet ist, aber infolge des Druckes, den der Darmtractus und seine Anhänge gerade bei *Phoxinus* bei den engen Verhältnissen ausüben, nicht zur Beobachtung gelangt.

In dem oben geschilderten Fall haben wir es ohne Zweifel mit einer Verzerrung des echten parovarialen Entwicklungsganges zu tun. Die ursächlichen Momente für diese Störung des normalen Verlaufs glaube ich in den Mesenterial- und Blutgefäßverhältnissen suchen zu müssen. Mit der Bildung der Darmschlinge erleiden die bis dahin einfachen Verhältnisse des den Blutgefäßen als Leitungsbahn dienenden Dorsalmesenteriums entsprechende Abänderungen. Es bilden sich neue Bindegewebsbrücken zwischen Darm und Dorsalwand, während das ursprüngliche Mesenterium Unterbrechungen erleidet. Die an solchen Unterbrechungsstellen durchwachsenden Blutgefäße ziehen nun nach Schwund des Gekrösegewebes frei durch die Leibeshöhle, bis wieder neue Gewebsfalten sie umranken. Setzen wir nun den Fall, daß eine solche Bindegewebsfalte an die Genitalanlage befestigt ist, so bildet demnach die Gonade an solcher Stelle einen mechanischen Bestandteil eines neuen Mesenteriums. Bei ihrer späteren Entwicklung kann ihr dadurch leicht eine sie aus der geraden Normallage ablenkende, den sie durchwachsenden Blutgefäßen entlang führende Wachstumsrichtung gegeben werden. In Fig. 20*b* ist bei dem ganz normalen Ovarium eine solche blutgefäßführende Gewebsfalte *F* zu sehen. Auch scheinen die bei Besprechung der Fig. 21—25 erwähnten Blutgefäße durch Gonade und Fettgewebsbrücke hindurch mit den Darmvenen zusammen zu hängen. Da ich auch bei *Tinca* derartiges beobachtete, so scheint mir die vorstehende Erklärung nicht ganz des realen Untergrundes zu entbehren.

Jedenfalls haben wir es mit einem parovarialen Eierstockskanal zu tun, der an seinen beiden Enden noch in die Leibeshöhle übergeht. Von der Anlage eines Eileiters ist in diesem Stadium noch nichts zu sehen.

Auch über die Entstehung der Oviducte liegen Beobachtungen von SCHNEIDER vor, die ich auch hier im wörtlichen Auszug meinen eignen Untersuchungen voranstellen will. Nach SCHNEIDER erfolgt die Oviductanlage bei *Cobitis taenia* und *Phoxinus laevis* auf gleiche Weise. Die geschlossene, sehr weite »Ovarialhöhle wird nach hinten flacher, verliert zuletzt ihr Lumen und von ihrem Ende bis in die Nähe der Mündung der vereinigten Ureteren oder Harncloake läßt sich ein mehr oder minder breiter Strang von Zellen nachweisen, die sich stärker als das sie umgebende Bindegewebe färben. Ungefähr in der Mitte zwischen dem Ende der Ovarialhöhle und der Mündung der Harncloake sieht man im besagten Zellstrang Höhlungen auftreten — meist unpaar, doch bisweilen auch paarig —, die zu einem Kanal verschmelzen, der sich nach vorn und hinten weiter, wie es scheint, durch Auseinanderweichen der ihn bildenden Zellen, fortsetzt«. Während »der Durchbruch der Oviducte in die Ovarialhöhle sehr bald erfolgt«, »läßt der nach außen lange auf sich warten und scheint bei *Phoxinus* nicht vor Beendigung des dritten Lebensjahres zu erfolgen« (Fig. 20, S. 7).

Die von mir untersuchten Stadien entsprachen den Größen 22 bis 24 und 32 bis 43 mm; doch stehen gerade bei *Phoxinus* Größe und Entwicklungsstadium in keiner konstanten Proportion. Vielfach trifft man größere Exemplare in verhältnismäßig niederen Entwicklungsphasen.

Im allgemeinen stimmt der von mir beobachtete Entwicklungsgang mit den SCHNEIDERschen Angaben überein. Besonders in betreff der die gemeinsame Fortsetzung der beiden Ovarien bildenden Genitalstranges kann ich SCHNEIDERS Schilderung bestätigen. Die diesbezüglichen Fig. 32—36 und schematische Fig. 18 sind angefertigt, bevor ich Einsicht in die SCHNEIDERsche Arbeit genommen hatte. Sie entstammen einem jungen Tiere von 32 mm Größe. Fig. 32 gibt einen Querschnitt durch das hintere Drittel der beiden Ovarien wieder. Im Gegensatz zu *Gasterosteus* ist hier nur die ventrale Ovarialwand eitragend. Wie schon von JÜNGERSEN ausgeführt, ist diese Verschiedenheit die natürliche Folge der Verschiedenheit zwischen parovarialer und entovarialer Höhlenbildung. Die Ovarialmassen des zu besprechenden Stadiums sind reich gelappt und durchklüftet; die von der medialen Ansatzstelle am meisten entfernten Teile sind an weitesten entwickelt.

Die beiden Ovarien liegen einander in der Medianlinie so dicht an, daß ihre Scheidewand als direkte Fortsetzung des Dorsalmesenteriums erscheint. Alle Epithelien, auch die der Ovarialhöhle, sind stark mit Pigment durchsetzt. Weiter caudalwärts wird die Verwachsung der beiden Ovarialmassen immer inniger, die sie trennende Wand verschwindet, so daß die beiden Höhlen ineinander überfließen. Dadurch, daß das linke Ovar sich vor dem rechten verjüngt, kommt das Bild des Querschnittes 33 zu stande. Die Ovarialhöhle ist von den primären Harnleitern durch ein mächtiges Fettgewebe getrennt, in dem weiter vorn die Schwimmblase eingebettet ist. In der dieses Fettgewebe trennenden Bindegewebsfortsetzung der geschwundenen medialen Ovarialwand ist ein starkes Venengefäß längs getroffen. Desgleichen zeigt das Mesenterium quergeschnittene Blutgefäße.

Etwas weiter caudalwärts erscheinen die beiden Ovarien wieder getrennt. Wie Fig. 34 zeigt, ist das vorhin erwähnte Venengefäß jetzt tiefer, zwischen beiden Ovarien zu finden. Während rechts noch eine weite Ovarialhöhle ihr Lumen zeigt, endigt die linke an dieser Stelle blind. Ihr doppeltes Lumen ist auf eine scharfe Kante zurückzuführen, die das blinde Ende einkerbt. Unter dieser linken Ovarialhöhle ist ein von einem starken cylindrischen Epithel umgebenes zweites Lumen zu erblicken. Dasselbe gehört einem wie ein Bläschen in die Ovarialmasse eingebetteten Kanälchen an, das nach allen Seiten abgeschlossen ist. Einige Schnitte weiter zurück, ungefähr unter dem Vereinigungspunkt der beiden primären Harnleiter, hört auch die rechte Ovarialhöhle auf; das Venengefäß ist nach seiner Kommunikation mit den Mesenterialgefäßen verschwunden, und die beiden verschmolzenen Ovarialmassen stellen eine breite Schicht dar (Fig. 35). Überall in dieser mächtigen Genitalzellenanlage treten mehr oder minder stark gewundene Kanälchen von der eben beschriebenen Art auf. Die meisten derselben haben kein sichtbares Lumen. Der ganze Habitus dieser Gebilde ist genau der von abgeschlossenen Urnierenkanälchen. Im Ovarialgewebe sind helle Zonen mit blasigen Kernen zu finden, die auf eben sich differenzierende Eier hinweisen. Mit dem Aufhören der Leibeshöhle wird die Genitalschicht vom Bindegewebe des Afterpfropfes ganz umhüllt. Sie zieht sich in einen deutlichen Strang aus, der sich verjüngend dem Harnblasengang nähert (Fig. 36) und in unmittelbarer Nähe der Schleimhaut desselben ausläuft. Die auf Grund dieser Querschnitte aufgestellte Konstruktion der Fig. 18 macht wohl weitere Erläuterungen entbehrlich.

In älteren Stadien hat sich die Ovarialhöhle stark entwickelt.

Der Genitalstrang läßt sich nicht mehr so weit caudalwärts als solcher erkennen. Die Wände des Ovarialsackes bestehen nur aus dünnen Lamellen, so daß in ihrem nicht mehr keimbereitenden caudalen Abschnitt die Ovarialhöhle sich durch Spaltung des Peritoneums bis zu ihrem späteren Durchbruch noch zu verlängern scheint. Doch konnte ich noch bei einem 42 mm langen Tier die dickere ventrale Wand bis zum blinden Ende des Sackes als eine von dem umgebenden Bindegewebe differente Zellschicht erkennen. Die Ovarialhöhle war hier weit über die Anlagestelle der Kanälchen hinausgewachsen, und von diesen selbst nirgends eine Spur zu finden. Ein weiteres Wachstum ist von diesem Stadium ab nur durch caudalwärts gerichtetes Auswachsen der Ovarialhöhle in das lockere Bindegewebe des Afterpfropfes zu erklären.

Von *Gasterosteus* unterscheidet sich demnach wie aus vorstehenden Angaben zu ersehen, *Phoxinus* durch die Bildung der Kanälchen und durch den Umstand, daß nur der vordere Teil der ursprünglichen Genitalanlage sich zum reifen Ovar entwickelt. Aber gerade der Umstand, daß wir es hier mit der Ausbildung eines deutlichen Genitalstranges, der unzweifelhaft derselben Anlage wie die später eiertragende Ovarialwand entstammt, zu tun haben, beweist, daß wir es hier mit genau denselben Verhältnissen wie bei *Gasterosteus* zu tun haben. Damit wäre die Frage nach der Selbständigkeit der Oviducte erledigt, wenn nicht durch die Bildung der Kanälchen ein Faktum gegeben wäre, das geeignet ist, ein neues Moment in die Diskussion zu bringen. Da ich aber bei meinen diesbezüglichen Argumentierungen des gesamten Vergleichsmaterials meiner Untersuchungen, besonders der jetzt zu besprechenden Beobachtungen an *Gobio fluviatilis* bedarf, so verweise ich auf den allgemeinen Teil und begnüge mich hier damit, auf die offene Frage hingewiesen zu haben.

Gobio fluviatilis.

Anlage und Ausbildung der Ovarien dieses Teleostiers ist von Jüngersen genau beschrieben. Wie alle Cyprinoiden folgt auch der Greßling dem parovarialen Typus. Über die Anlage der Oviducte schreibt Jüngersen (S. 145): »Bei einem Jungen von 22 mm Länge öffnet sich das Ovarium lateral, jedoch nur auf eine kürzere Strecke, und hinter diesem offenen Teil kommt nun ein ganz kurzer geschlossener, dessen Höhle sich trichterförmig in den genannten Streifen im Peritoneum fortsetzt; darin haben wir augenscheinlich die Anlage des Oviductes vor uns.« Ich verweise auf die Übereinstimmung dieser An-

gaben mit den oben geschilderten Verhältnissen von *Gasterosteus* (Fig. 6—10, 20). Dann fährt Jüngersen fort: »Der so angelegte Oviduct ist noch sehr kurz und scheint durch Spaltung im verdickten Peritonealepithel entstanden zu sein.« Diese Meinung stützt er auf seinen Befund an einem 26 mm großen Individuum, bei dem sich »die Bildung durch Spaltung« dadurch dokumentiert, daß man an mehrere Stellen »zwei oder drei kleine Hohlräume nebeneinander sieht, welche vorn zusammenfließen«. Obwohl es aus dem Text nicht ganz ersichtlich ist, glaube ich doch, daß auch die weitere Schilderung sich auf dieses Stadium bezieht. Danach sind »die Vorderenden der beiden Oviducte durch Spaltung des zwischen ihnen ursprünglich sich befindlichen Gewebes zu einer Höhle vereinigt«, und »die Ovarien vollkommen geschlossen«.

Die in meinen Fig. 37—42 abgebildeten Querschnitte gehören einer Schnittserie von einem 27 mm langen Weibchen an. Sie entsprechen ungefähr dem von Jüngersen beschriebenen Stadium. Die Ovarialmassen sind nach hinten zu in der Medianlinie zu einer breiten Zellschicht verschmolzen, so daß diese sich wie ein mächtig verdickter Peritonealstreifen darstellt. Die geschlossenen Ovarialhöhlen setzen sich in einen gemeinsamen breiten Gang in diese Streifen fort (Fig. 37). Wie schon von *Phoxinus* bekannt, hängt auch hier der Ovarialsack inmitten des auch die Leibeshöhle erfüllenden Fettgewebes (*fi*) an einem in der Fortsetzung des Mesenteriums (*Ms*) liegenden Bindegewebsstreifen, der Gefäße führt. Sechs Schnitte weiter zurück ist das Fettgewebe größtenteils verschwunden. Die vorher einheitliche Zellschicht im Peritoneum erscheint hier durch den die Blutgefäße führenden Bindegewebsstrang in zwei Hälften getrennt, von denen eine jede eine Fortsetzung der Ovarialhöhle enthält (Fig. 38 u. 39). Stellenweise sind ihre Wände so aneinander gepreßt, daß man nur mit Mühe ihre Grenzen unterscheiden kann. Auch kann hierdurch leicht, wie die rechte Seite von Fig. 38 zeigt, der Eindruck von nebeneinander sich befindenden diskontinuierlichen Lichtungen hervorgerufen werden. Die erwähnten Blutgefäße ziehen durch zehn Schnitte in der Dorsalwand in horizontaler Richtung einher, bis sie in einem senkrechten starken Venenast münden. Auf dieser ganzen Strecke weisen die dicken Streifen im Peritonealepithel das in den beiden Figuren abgebildete Verhalten auf. Nach dem Verschwinden der Blutgefäße werden die Streifen im Peritoneum wieder stärker. Die weiter vorn zu engen Spalten zusammengepreßten Kanäle treten wieder als weite Höhlen (*OH*) auf. Sie rücken, wie die 15 Schnitte hinter Fig. 39 liegende

Fig. 40 zeigt, einander näher, um nach weiteren drei Schnitten schließlich sich wieder zu einem breiten gemeinsamen Gang mit weiter Höhle zu vereinigen (Fig. 41). Die Leibeshöhle (*c*) stellt hier nur noch zwei laterale Zipfel dar. Die dorsale Darmwand ist mit breiter Basis mit dem Ovarialsack und damit mit der Harnblase zum Afterpfropf verwachsen. Die Ovarialhöhle setzt sich in dessen Bindegewebe nach hinten fort, um in zwei längeren Zipfeln blind zu endigen (Fig. 42). Die ganze von Fig. 37—42 abgebildete Strecke hat eine Länge von 500 μ.

Indem ich auf die Übereinstimmung meiner Fig. 38 und 39 mit der von Jüngersen in seiner Fig. 44 gegebenen Abbildung hinweise, erinnere ich zugleich daran, daß dieser Forscher gerade bei *Gobio fluviatilis* eine durch Gewebsspaltungen im Peritonealstreifen eingeleitete selbständige Entstehung eines von der Ovarialhöhle unabhängigen Oviductlumens beschrieben hat. Seine eben erwähnte Fig. 44, die übrigens einem mit dem meinigen wohl nahezu gleich alten Individuum von 26 mm Länge entstammt, soll diesen Spaltungsprozeß illustrieren. Demgegenüber weise ich schon hier darauf hin, daß die geschilderten Verhältnisse sich einfach als eine natürliche Folgeerscheinung einer Kollision der nach hinten auswachsenden Ovarialhöhle mit dem mächtigen, senkrechten Blutgefäßstrang zu erklären sind. Der von mir abgebildete Befund ist für diese Deutung insofern günstiger, als die den Gefäßstrang in zwei schmalen und engen Spalten umwachsende Ovarialhöhle sofort hinter diesem konsistenten Strang sich wieder als einheitliche weite Höhle, die nach hinten auswächst, präsentiert. Auch die beiden blinden Zipfel können unmöglich in paariger Oviductanlage des Peritoneums ihren Ursprung haben, da, wie aus der Fig. 41 und besonders Fig. 42 zu ersehen, sie in keiner Beziehung mehr zu dem Peritoneum der lateralen Cölomzipfel stehen. Eine ungezwungene Erklärung für das Vorhandensein dieser beiden Zipfel ergibt sich wohl durch die Annahme, daß infolge des von der Harnblase ausgeübten Druckes die nach hinten auswachsende Ovarialhöhle in der Medianlinie auf den stärkeren Widerstand trifft und daß die seitlichen Partien der mittleren im Wachstum etwas vorauseilen.

Die weitere Entwicklung der Ovarialhöhle geschieht ebenfalls durch Auswachsen ihres immer spitzer werdenden Zipfels bis zum schließlichen Durchbruch. Bei einem nahezu 10 cm langen Tier endigte der mit starkem Flimmerepithel besetzte Genitalgang zwischen den auf gemeinsamer kurzer Papille erfolgenden After- und Harnmündungen blind.

Mit dem eben geschilderten Verhalten der Ovarialhöhle bei *Gobio fluviatilis* ist der eigentlich beschreibende Teil dieser Arbeit abgeschlossen. Doch bevor ich zum vergleichenden Teil übergehe, sei noch erwähnt, daß ich bei den andern von mir untersuchten Teleostiern (*Tinca vulgaris, Leuciscus rutilus, Rhodeus amarus, Lepadogaster gouanii* [*Nemachotilus*], *Cobitis fossilis*), durchgehend grundsätzlich gleiche Verhältnisse fand. Überall setzen sich die Ovarien als verdickte Streifen ins Peritoneum fort. Analwärts konvergieren diese Streifen, bis sie zu einer einzigen Anlage verschmelzen. Die entovarial oder parovarial gebildeten Ovarialhöhlen wachsen in diese Streifen aus, um schließlich zu einem gemeinsamen Gang zu verschmelzen. Wenn nun, wie zum Beispiel bei *Leuciscus*, nur der vordere Teil der Genitalanlage sich zur keimbereitenden Drüse entwickelt, so ist natürlich die Kontinuität der bald eine weite Höhle, bald einen engen Spalt im Peritoneum darstellenden Oviducte nicht mehr ohne weiteres ersichtlich. Nirgends aber fand ich, wie Felix annimmt, eine Angliederung eines hinteren Leibeshöhlenendes an den von der Ovarialhöhle stammenden Oviduct, vielmehr schien da, wo die Ausläufer der Genitalstreifen nach hinten zu nicht mehr als solche zu erkennen waren, das weitere Wachstum wirklich durch Spaltung des Peritoneums vor sich zu gehen. Niemals aber waren auch in diesen Fällen von der Ovarialhöhle unabhängige Oviductanlagen zu erkennen.

Zum Schluß will ich noch erwähnen, daß ich nur bei *Lepadogaster* eine dauernde Mündung der Ovarialhöhle beobachten konnte.

Anhang.

I.

Über den allgemeinen Aufbau des Knochenfischovariums kann ich den von Jüngersen gemachten Angaben nichts Wesentliches hinzufügen. Ich beschränke mich darauf, in Fig. 4 einen Querschnitt durch das linke Ovarium eines 35 mm großen *Leuciscus* wiederzugeben. Man ersieht daraus eine Anordnung der Eier, die im Gegensatz zu der von *Phoxinus* angegebenen steht. Während bei diesem Fisch die am weitesten entwickelten Eier der Ovarialhöhle am nächsten liegen, zeigt *Leuciscus* das allgemein verbreitete umgekehrte Verhalten. Die früher mediale, jetzt untere Ovarseite besteht aus einem dünnen Epithel, auf das direkt die in dünnwandiges Follikelepithel einzeln eingehüllten reifen Eier folgen. Die stark gewölbte, ursprünglich laterale Seite stellt sich als die keimbereitende dar. In derselben sind alle Stadien von den in regen Teilungen sich befindlichen Eizellen bis zu fertigen

jungen Eiern zu sehen. Falten- und Lamellenbildung sind wie in diesem Stadium so auch bei noch älteren Tieren nicht einmal eingeleitet, während bei dem besprochenen *Phoxinus* die Lamellen bis ans Hinterende schon stark entwickelt waren.

II.

Zum Schluß glaube ich in Fig. 5 einen kleinen Beitrag zum Kapitel der mehrkernigen Eier und der Eikernverschmelzung geben zu können. Die Abbildung zeigt einen Schnitt durch den hinteren Teil eines rechten Ovars von *Tinca vulgaris* von 60 mm Länge.

In unmittelbarer Nähe starker Blutgefäße (v) sehen wir, abgesehen von den in der Lateralwand (LW) überall zu erkennenden Genitalzellen ($G\ Z$), bei Fig. 1 die in reger mitotischer Teilung befindlichen Ureier in einem großen Zellennest vereinigt. Bei x sind Spuren einer vom umgebenden Follikelepithel aus in dieses Nest hineinwuchernden Scheidewand zu erkennen. Unmittelbar neben diesem Nest sieht man mehrere Gruppen schon weiter differenzierter Zellen. Die ganz hellen Kerne sind vergrößert und vielfach so nahe aneinander gepreßt, daß keine Grenzen mehr sichtbar sind. Mehrere solcher Kerne liegen in einem Follikel zusammen. Bei Fig. 2 ist die Bildung zweier solcher Follikel aus einem durch Heineinwachsen der bindegewebigen Scheidewand eben vollendet, während sie bei Fig. 3 schon weiter durchgeführt ist. In dem linken dieser beiden scheinen die Kernmembranen ganz aufgelöst, während im rechten deutlich drei Kerne und Kernkörperchen zu sehen sind. Bei Fig. 4 und 5 haben wir zwei Follikel, die beide demselben Zellnest zu entstammen scheinen. In beiden befindet sich je ein mehrkerniges Ei mit deutlicher Dotterschicht. Während die vier Kerne bei Fig. 4 sehr unscharf sind, zeigen die beiden ungleich großen bei Fig. 5 deutlich das vom Teleostierei bekannte Bild mit den vielen oberflächlichen Chromatinkörperchen. Ferner sind noch zwei größere Eier zu sehen, von denen das eine nur durch den Dotter getroffen ist. Danach ginge neben der Teilung der Follikel eine Verschmelzung von Eizellen einher. Obschon mir danach eine Verschmelzung von Eikernen, wie sie zuerst von Goette für die Amphibien angegeben und in neuerer Zeit von Eismond (7) wieder behauptet wird, auch für die Knochenfische nicht unwahrscheinlich dünkt, so begnüge ich mich doch mit vorstehender Beschreibung und dem Hinweis auf die neuere Literatur von Stöckel (23), Rabl (18c), Schottländer und Eismond (21).

B. Vergleichender Teil.

Am Schlusse der Untersuchung über den Genitalporus (S. 250ff.) habe ich die Gründe erörtert, weshalb ich im Genitalporus der Salmoniden keine echte Abdominalporenbildung erblicken kann. Als weiterer Grund ergibt sich aus den Untersuchungen über die andern Teleostier die vollständige Übereinstimmung zwischen der Bildung der äußeren Genitalöffnung der Salmoniden und der der andern Knochenfische. Auch werden beide viel später als die echten Abdominalporen angelegt und zwar beide wiederum von einem, zwischen Darm und Harnblasengang durch das Bindegewebe des Afterpfropfes nach hinten auswachsenden weiteren Gang. Nun ist, wie wir gesehen haben, der Genitalporus der Teleostier mit Ovarialhöhle die Schlußbildung eines Prozesses, der von dem direkten Durchbruch der Leibeshöhle nach außen (Abdominalporen) grundverschieden ist, während die Entstehung des Genitalporus der Salmoniden immerhin derjenigen der Abdominalporen ähnelt. Doch wird diese Differenz zwischen den Salmoniden und den übrigen Teleostiern durch die Entwicklungsgeschichte ausgeglichen. In beiden Gruppen gehen die im Genitalporus mündenden Ausführungswege der Geschlechtsprodukte in gleicher Weise aus besonders umgebildeten Cölomabschnitten hervor, nämlich den Genitaltrichtern (Salmoniden) und den Ovarialhöhlen (übrige Teleostier). Dadurch treten sie gemeinsam in Gegensatz zu echten Abdominalporen, die weiter nichts sind als direkte Durchbrüche des Cöloms nach außen. Daraus folgt notwendig als weitere Ergänzung der früheren Ausführungen, daß der Genitalporus der Salmoniden sein Homologon nicht in den echten, der allgemeinen Leibeshöhle direkt entstammenden Abdominalporen, sondern im Genitalporus der andern Teleostier zu suchen hat. Zur Erläuterung meiner Ansicht diene eine vergleichende Betrachtung der auf Seite 242 aufgestellten Schemata. Jedes Schema ist als Projektionsfigur einer Körperhälfte auf die Medianebene zu denken, und zwar sind übereinander fallende Umrisse (wie z. B. *C* und *H* in Schema 1 oder *P* und *A* in Schema 5) in der Reihenfolge ihres Abstandes von der Medianebene über, bzw. hintereinander gelegt.

Nehmen wir Schema 5 zum Ausgangspunkt. Dasselbe stellt die Verhältnisse bei den Salmoniden dar. Außer dem After *A* und der Harnröhrenmündung *HM* sehen wir einen Porus *P* und einen Porus *GP*. Der erste ist der echte Abdominalporus, während *GP* den Genitalporus darstellt. Ein Vergleich dieser Figur mit Schema 4 als dem Typus der

Selachier einerseits und Schema 7 als den Typus der meisten Teleostier anderseits läßt uns sofort in Schema 5 bei *P* den dem Punkt *P* in 4 entsprechenden Punkt erkennen, während wir ihn in 7 vermissen. Derselbe könnte, da wir ihn als die einfachste Durchbruchsstelle der Leibeshöhle (*C*) nach außen charakterisiert haben, in Schema 7 nur in der Fortsetzung des mit *P*? bezeichneten blinden Endes der Leibeshöhle liegen.

Anderseits ist für den Punkt *GP* in Schema 5 weder im Schema 4 noch im Schema 7 ein völlig entsprechender Punkt zu finden. Während aber beim Typus der Selachier ein diesbezüglicher Vergleich ganz ausgeschlossen bleibt, gibt schon eine genauere Betrachtung von 5 und 7 einige Vergleichsmomente. Auch beim allgemeinen Teleostiertypus haben wir einen Punkt *GP*, durch den die Geschlechtsprodukte entleert werden. Auch dieser Porus ist die Mündung eines Hohlraumes (*OH*) in den, wie in den Genitaltrichter *GT* der Salmoniden, die Gonade (*ov*) hineinragt. Einer direkten Homologisierung dieser beiden Genitalporen steht nur der Umstand entgegen, daß der Genitaltrichter mit der Leibeshöhle kommuniziert, während die Ovarialfalte gegen das Cölom vollständig abgeschlossen ist. Dieser Unterschied ist aber durch die in Schema 6 dargestellte Entwicklungsstufe beseitigt. Wenn wir davon absehen, daß in Schema 6 noch keinerlei Durchbruch des Cöloms nach außen erfolgt ist, so stellt dasselbe nur eine Variation von Typus 5 dar. Die Variante besteht darin, daß der Cölomabschnitt in Schema 6 ausschließlich von der Gonade abgekammert wird, während der ihm entsprechende Leibeshöhlensack *GP* in Schema 5 nur zum geringen Teil von der Genitalfalte begrenzt wird. Da aber Schema 7 nur den fertigen Zustand von Schema 6 präsentiert, so ist auch dieser Typus nur als Variation des Salmonidentypus aufzufassen.

Diese Auffassung wird noch durch die Verhältnisse bei den männlichen Salmoniden unterstützt. Denken wir uns in Schema 7 bei *P*? die Leibeshöhle wirklich nach außen mündend, so stellt dieses Schema, wie aus Fig. 3 zu ersehen, vollkommen den Typus der männlichen Salmoniden dar. Von dem weiblichen unterscheidet sich das Männchen nur dadurch, daß der Genitaltrichter nicht mit dem Cölom kommuniziert, sondern in den vollständig abgeschlossenen Hohlraum der Gonaden übergeht. Obwohl mir keine ontogenetischen Befunde über die Entstehung dieses Hohlraumes vorliegen, so hat doch die Entstehung der Ovarialhöhle gezeigt, daß ein derartiger scheinbar prinzipieller Unterschied nur eine Sekundärerscheinung sein kann, die angesichts der von mir beobachteten vollständigen Übereinstimmung

der Genitalporen und des hinteren Abschnittes des Genitaltrichters bei Männchen und Weibchen, bei einem Versuch, die Ausführungsgänge der beiderlei Gonaden zu homologisieren, nicht ausschlaggebend zu sein braucht.

Aus vorstehenden sich gegenseitig stützenden und ineinander übergreifenden Betrachtungen folgt, daß der Genitalporus aller weiblichen Teleostier ein und dieselbe Bildung darstellt, die mit echten Abdominalporen sich weder identifizieren noch homologisieren läßt.

Eine Ableitung von den phylogenetisch älteren Poren ist deshalb überflüssig, weil wir den Genitalporus entstehen sehen und seine morphogenetischen Entstehungsursachen kennen.

Danach nehmen bei keinem Teleostier die Geschlechtsprodukte ihren Weg durch Abdominalporen. Eine Ausnahme scheinen allerdings die Muraenoiden zu machen. Hier haben wir zwei seitlich von der Medianlinie hinter dem After gelegene Öffnungen, die unzweifelhaft als Geschlechtsporen dienen. Doch auch hier muß ich die Annahme, daß diese Poren echte Abdominalporen sind, für mindestens ebenso unbewiesen erklären, wie die gegenteilige. Jedenfalls dürfte eine kritische Betrachtung der fertigen Verhältnisse dieser Tiere der letzteren Annahme nicht jede Wahrscheinlichkeit entziehen. Nach der Schilderung von Brock (5b, S. 470) wissen wir, daß »bei den Muraenoiden, deren Geschlechtsorgane sich in die caudale Leibeshöhle erstrecken, das Mesenterium vom Rectum beiderseits ohne Unterbrechung auf die Seitenwände der Harnblase übergeht. Bei *Anguilla longa* und *Ophichthys* bemerkt man nun dicht an der inneren Oberfläche der Bauchwand, genau zwischen Rectum und Harnblase jederseits einen im Querdurchmesser etwa 1 mm, im Längsdurchmesser (welcher mit dem Längsdurchmesser des Rectums zusammenfällt) 2—3 mm langen ovalen Schlitz im Peritoneum. Während der übrige Raum zwischen Rectum und Harnblase von lockerem, fetthaltigem Bindegewebe ausgefüllt wird, fehlt derselbe, soweit sich beide Schlitze erstrecken, und so entsteht ein kleiner, jederseits etwa dreieckiger Hohlraum, welcher nur durch die Schlitze mit der Bauchhöhle kommuniziert. In diesem Raum und zwar am Grunde der trichterförmig vertieften, unteren hinteren Ecke, welche vom Peritoneum und der Harnblase gebildet wird, münden die Peritonealkanäle, die also mit den Schlitzen unmittelbar nichts zu tun haben. Die äußeren Öffnungen stehen quer vor der Harnblasenöffnung, dieser weit mehr genähert als dem After (nach einer Beobachtung von Brock in einem Falle sogar hinter der Harnblasenmündung). Die Abdominalporen des Aales sind

daher wahre Kanäle, welche der vorderen Harnblasenwand unmittelbar anliegend, schräg nach unten und etwas nach vorn und innen ziehen«. Man wird zugeben, daß diese Verhältnisse jedenfalls nicht ohne weiteres denen echter Abdominalporen entsprechen. Dieser pyramidenförmige Hohlraum ist eine eigenartige Bildung, deren Entstehung mit dem Auswachsen der beiden Leibeshöhlen weit über den After hinaus zu zu erklären ist. Damit stände sie, ebenso wie die Ausbildung der Pars accessoria, im Zusammenhang mit dem von BROCK in der Reihe Muraena — *Myrus* — Conger — *Anguilla* aufgestellten Differenzierungsprocesses. Für unsre Betrachtung wesentlich ist, daß der erwähnte Hohlraum mit der Außenwelt durch die zwei Peritonealkanäle und mit der Leibeshöhle durch zwei Schlitze in Verbindung steht. Da wir nun bloß die direkten Durchbruchsstellen der Leibeshöhle nach außen oder in einen nach außen mündenden Raum als echte Abdominalporen erkannt haben, so müßten wir folgerichtig in den beiden Schlitzen die den Durchbruchsstellen der Petromyzonten entsprechenden Öffnungen anzusprechen haben. Damit wäre aber der Annahme, daß wir in den »Peritonealkanälen« dem Genitalporus der Salmoniden entsprechende Bildungen vor uns haben, eine Aussicht eröffnet. Hiermit stimmt auch überein, daß, wie BROCK angibt, diese Öffnungen sehr spät ausgebildet werden. Da nun aber kein zwingender Grund gegeben ist, bei den Muraenoiden überhaupt Abdominalporenbildungen anzunehmen, so ergibt sich auch für die Schlitze im Peritoneum die viel natürlichere Erklärung, daß sie den Mündungen der WEBERschen Peritonealtrichter homolog seien. Das Cavum pyramidale entspräche somit dem Oviduct der Salmoniden. Jedenfalls stellt es ein abgekammertes Stück der Leibeshöhle dar. Mit dieser Annahme wäre dann die noch allein dastehende prinzipielle Ausnahme der Muraenoiden verschwunden. Da wir aber eine sichere Deutung dieser Verhältnisse bis zur Kenntnis genügender entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen verschieben müssen, so ist bei den folgenden Betrachtungen über die Teleostier die Familie der Aale immer auszuschließen.

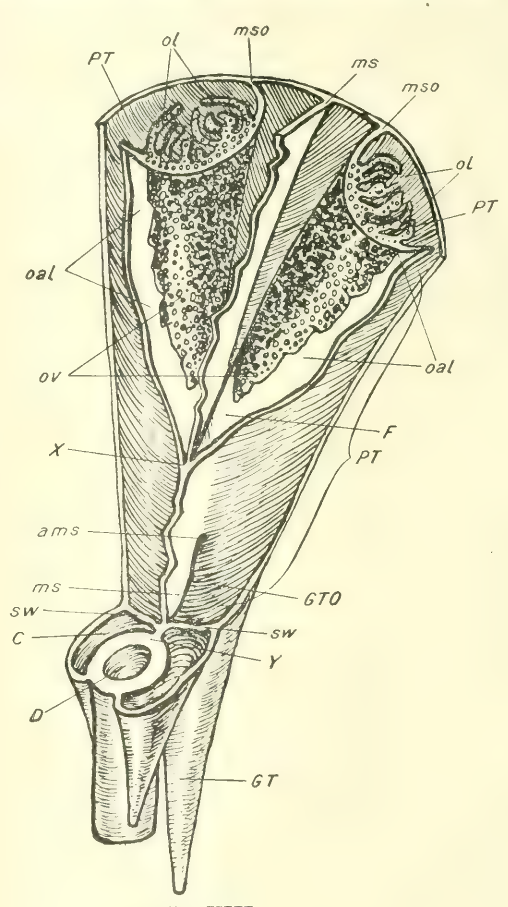
Während, wie schon in der einleitenden Übersicht bemerkt, die Entwicklungsgeschichte den Zusammenhang der Knochenfischovarien mit und ohne Höhle erwiesen hat, konnte bis jetzt dasselbe für die Oviducte nur dann gelten, wenn man für den Salmonidenoviduct dieselbe Entwicklung wie für den der übrigen Teleostier annahm. Da nun nach dem Vorgang von JÜNGERSEN alle neueren Autoren eine selbständige Entstehung der Ausfuhrgänge aus einem vom Ovar unabhängigen Streifens des Peritoneums annahmen, so hätte folgerichtig auch von

allen diesen Autoren eine ebensolche Entwicklung des Salmonidentrichters angenommen werden müssen. Tatsächlich geht nur Jüngersen zu dieser Konsequenz über. Seite 182 sagt er ausdrücklich, daß es für ihn keinem Zweifel unterliege, daß die Peritonealtrichter der Salmoniden ihren Ursprung in einem verdickten Peritonealepithel haben. Nun ist aber nichts von einer derartigen Anlage bekannt, außer einer auch für Jüngersen nicht einwandfreien Beobachtung von Hoffmann, daß bei *Salmo salar* noch die »Schicht der erhöhten Peritonealzellen«, aus denen die Genitalfalte besteht, sich »einstülpt und so durch Rinnenbildung einen Kanal zur Entwicklung bringt, der den Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse bildet«. Während Hoffmann erst von einem Kanal sprach und auch, wie Jüngersen hervorhebt, in den Fig. 111 und 112 einen Kanal abbildet, ergänzt er seine Angaben kurz darauf dahin, daß die beschriebene Bildung mehr einem soliden Strang gleicht, und zudem von ihm nur in einem einzigen Falle beobachtet wurde (S. 630). Der von Rathke als ein Analogon oder vielmehr als ein Rudiment eines Eileiters bei einem Lachs gedeutete Streifen, der am hinteren Ende des Eierstocks beginnend sich unter Verjüngung bis gegen das Ende der Bauchhöhle zu verliert, ist schon von Weber als die ursprünglich sich soweit erstreckende Genitalanlage erkannt worden. Die von Felix (9b, S. 657 u. 658) gemachte Beobachtung, daß bei *Salmo salar* sich »die an mehreren Orten beginnenden Einfaltungen (ovariale Falten) zu Röhren schlossen, welche nebeneinander mehrere Segmente durchsetzten, in der man vielleicht eine Bestätigung der Hoffmannschen erblicken kann, hat in diesem Zusammenhang sicherlich keine Bedeutung, da sie nur von kanalartigen Bildungen in bezug auf den Eierstock selbst handelt. Auch Felix sieht in ihr nur Übergänge zur Ovarialhöhlenbildung.

Nun glaube ich, daß meine Untersuchungen über die Genitaltrichterentwicklung bei den Salmoniden gezeigt haben, daß von einer derartigen Bildung selbständiger Oviducte aus Streifen des Peritonealepithels nicht die Rede sein kann. Vielmehr hat sich ergeben, daß diese Bildung von der Leibeshöhle aus ihren Ursprung nimmt.

Zum Schluß ist es noch geboten, auf die Frage der Weberschen »Peritonealtrichter« der Salmoniden einzugehen. Dieselben entstehen nach Weber durch Verwachsung der lateralwärts umgeschlagenen Ovarialsaumes mit der Leibeswand. Wie aus umstehender Textfig. VIII (S. 273) und aus der S. 253 ff. gegebenen Beschreibung zu ersehen, habe ich derartige »Peritonealtrichter« nicht beobachten können. Wohl sind die Genitalfalten lateralwärts umgeschlagen, aber der hinter den

eitragenden Ovariallappen (*OL* und *OV* der Figur) die Fortsetzung des Mesovariums (*mso*) bildende Faltensaum (*F*) ist nicht mit der lateralen Leibeswand, sondern mit dem dorsalen Mesenterium (*ms*) verwachsen, in das er im Punkte *X* ausläuft. Da nun nebenstehende Figur sich auf die von Weber nicht beschriebene Species *Salmo irideus* bezieht, und da nach ihm die verschiedenen Species in bezug auf Ausdehnung der Peritonealtrichter sich verschieden verhalten, so können bei einer längeren Ausdehnung des Genitaltrichters *GT* oder, falls die Genitalfalten sich weiter nach hinten erstrecken, die bei den Punkte *X* und *Y* einander sehr nahe kommen. Nun ist Punkt *Y* der Ort wo, wie Textfig. V, S. 248, zeigt, die Scheidewand (*sw*) zwischen dem Genitaltrichter und den beiderseitigen Cölomsäcken (*c*) aufhört und zwar, wie Textfig. V, *A* zeigt, in zwei, dem dorsalen Mesenterium aufsitzenden Falten ausläuft. Falls nun Punkt *X* und Punkt *Y* einander sehr naheliegen, so kann die Scheidewand (*sw*) als Fortsetzung der Ovarialfalte *F* erscheinen und sich somit als eine in der von Weber geschilderten Art entstandene Bildung die sog. »Peritonealtrichter« darstellen. Der von mir beschriebene Genitaltrichter erscheint dann, wie Weber ihn auch beschreibt, als gemeinsamer Gang der beiden »Peritonealtrichter« und kommt nach ihm dadurch zustande, daß die Medialwand der von Ovarialsaum gebildeten Peritonealtrichter im hinteren Teil schwindet. Damit wäre nur die ventrale Wand (*sw*) von der Genitalfalte gebildet, während die



Textfig. VIII.

beiden lateralen und die dorsalen Wände Teile der ursprünglichen Leibeshöhlenwand selbst sind. Da wir nun aber die Leibeshöhle in die beiden Zipfel *C* auslaufen sehen, so kann unmöglich der über ihnen liegende Genitaltrichter *GT* als ein Teil derselben zu erklären sein. Derselbe ist vielmehr nur als eine durch selbständiges Auswachsen des von der Genitalfalte unvollständig abgeschlossenen dorsalen Cölomabschnittes entstandene Neubildung zu betrachten. In betreff der von FELIX vertretenen Anschauung, daß der Genitaltrichter den vereinigten, durch laterale Verwachsung des Darmes mit der Cölomwand entstandenen dorsalen Cölomzipfel darstellt, verweise ich auf die Ausführungen Seite 237 und folgende. Die eigentlichen WEBERschen Peritonealtrichter entsprechen demnach dem in der Textfig. VIII mit *PT* bezeichneten, von der Genitalfalte und der dorsalen Cölomwand unvollständig abgekammerten Teil der Leibeshöhle. Sie stellen somit unvollkommene parovariale Eileiter dar, deren gemeinsamen Ausführungsgang wir im Genitaltrichter zu erblicken haben. Damit stimmt auch die an *Salmo salar* gemachte Beobachtung von FELIX eines cranialen, nach vorn blind geschlossenen Parovarialtrichters überein, nicht aber die schon erwähnte, ebenfalls bei *Salmo salar* von diesem Forscher beschriebene unzweifelhaft entoovariale Röhrenbildung. Die Annahme liegt daher nahe, daß wir in diesen durch »an mehreren Orten beginnende Einfaltungen« über eine größere »Strecke zu Röhren geschlossenen« Kanälen besondere Bildungen der Ovariallamellen erblicken können, die wohl in keinem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang mit der Bildung der Ovarialhöhle zu stehen brauchen, aber nichtsdestoweniger zeigen können, wie einfach sich eine Höhlenbildung aus diesen Lamellen ohne Inanspruchnahme einer langaushohlenden, phylogenetischen Tendenz ergibt. Ich glaube daher als Ergebnis dieser Betrachtung festhalten zu dürfen, daß die Genitaltrichter der Salmoniden keineswegs selbständigen Anlagen im Peritoneum entstammen, sondern daß sie sich nur als besondere Bildungen der allgemeinen Leibeshöhle darstellen.

Wenn schon durch dieses Resultat der Allgemeingültigkeit der Oviductentwicklung bei den Teleostiern nach JÜNGERSENS Theorie Abbruch getan ist, so geschieht das in noch erheblicherem Maße durch die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Knochenfische mit geschlossenem Ovarialsack.

Meine Beobachtungen an *Gasterosteus* lassen wohl keinen Zweifel aufkommen, daß der ganze »Ovarialsack« identisch ist mit der eigentlichen »Ovarialhöhle«. Nun haben wir es in dem trichterförmig ge-

schlossenen hinteren Rohr des jüngsten von mir abgebildeten Stadiums (Fig. 9, 10 und Fig. 18 in Schema 6) mit einer ähnlichen Bildung zu tun, wie sie JÜNGERSEN bei *Acerina vulgaris* (S. 138) und bei *Gobio fluviatilis* (S. 145) beschreibt. Wir haben oben Seite 235 ff. gesehen, daß trotz der von JÜNGERSEN und später von SCHNEIDER beschriebenen Selbständigkeit und ihrer von der Ovarialhöhle unabhängigen Entstehung dieser Oviducte, FELIX dieselben dennoch als ovariale Eileiter auffaßt. Nun haben meine Untersuchungen diese Auffassung besonders für *Gasterosteus*, *Gobio* und *Phoxinus* nicht nur bestätigt, sondern überhaupt jeden Unterschied von Eileiter und Ovarialhöhle beseitigt. In betreff der von JÜNGERSEN und der von mir beschriebenen Trichterbildungen handelt es sich nur um einen Deutungsunterschied. Während JÜNGERSEN in denselben selbständige Oviductanlagen erblickt, glaube ich durch den Nachweis von Eiern im hintersten Teile des Oviductes von *Gasterosteus* durch die Beobachtung des Genitalstranges bei *Phoxinus*, und mit der negativen Feststellung, daß nirgends eine mit der Ovarialhöhle nicht kommunizierende Höhle im caudalen Teile nachzuweisen war, dargetan zu haben, daß diese sogenannten Oviductanlagen nichts andres sind, als die über die ursprüngliche Furchenausdehnung auswachsenden hinteren Zipfel der Ovarialhöhlen. Diejenigen Stadien, bei denen dieser hintere Trichter schon vorhanden ist, wenn die Ovarialhöhle noch nicht ganz abgekammert ist, beweisen eben nur, daß das Rückwärtswachsen der Ovarialhöhle schon beginnt, bevor die Furche ganz geschlossen ist, und daß ihr Wachstum mit dem des Gesamtorganismus Schritt hält, während dasjenige der Furche stehen bleibt. Ein derartiges ontogenetisches Stadium entspricht den dauernden Verhältnissen der Salmoniden. Die noch mögliche Erklärung, nach der diese trichterförmigen Oviductanlagen durch von hinten nach vorn gerichtete Schließung der Furchenwände entstehe, hat schon deshalb keine große Bedeutung, als ganz sicher die weitere Entwicklung der Ovarialhöhle durch Wachstum erfolgt. Ein derartiges Vordringen der Höhle hat natürlich eine Spaltung der Gewebe zur Folge, doch besteht ebensowenig eine Berechtigung, in diesem Spaltungsprozeß einen selbständigen Bildungsvorgang zu erblicken, wie etwa beim Weiterwachsen der Leibeshöhlenzipfel. Auch erfolgt derselbe Wachstumsprozeß in die vordere Spitze der Gonade hinein. Wie leicht sich dieser einfache Vorgang verkennen läßt, haben wir bei *Gobio* gesehen. Ich habe bei Besprechung meiner diesbezüglichen Befunde eingehend ausgeführt, daß das Auftreten paariger, enger Spalten, in die sich der schon unpaare, weite »Oviduct« eine Strecke weit fortsetzt, durch eine Kollision der aus-

wachsenden Ovarialhöhle mit einem starken Gefäßstrang eine ebenso ungezwungene, wie einfache Erklärung findet. Denselben Vorgang haben wir ja auch bei *Phoxinus* kennen gelernt, wo das durch den Blutgefäßstrang im hinteren Teil wieder paarig gemachte Lumen unzweifelhaft die ursprüngliche Ovarialhöhle ist. Denken wir uns nun in dem von *Gobio* gegebenen Stadium die Lumina etwa mit Fig. 39 oder 40 aufhörend und in der vorderen Strecke, etwa in der Gegend zwischen Fig. 38 und 39 die ohnehin schon einander eng anliegenden Wände noch mehr zusammengepreßt, so kann dadurch leicht der Eindruck einer selbständigen, durch Spaltung im Peritonealepithel entstehenden, paarigen Oviductanlage hervorgerufen werden. Ich halte daher den Umstand, daß auf der einzigen Figur, die Jüngersen von der Oviductanlage in diesem Stadium gibt und die einem, im Vergleich zu dem meinigen, jüngeren Exemplar von *Gobio* entstammt, die beiden Oviductanlagen durch ein starkes Blutgefäß getrennt erscheinen, keineswegs für Zufall. Damit scheint mir aber die Möglichkeit gegeben, die Angaben von Jüngersen und meine Beobachtungen miteinander in Einklang zu bringen.

Anders steht es mit den analogen Beobachtungen eines zweiten Autors von der Selbständigkeit des Oviductes. Guido Schneider (20) beschreibt ein 29 mm langes Exemplar von *Phoxinus laevis* und ein Exemplar von *Cobitis taenia* von 32 mm, bei denen der Durchbruch des schon weit entwickelten Oviducts in die Ovarialhöhle noch nicht erfolgt ist. Während aus der für *Phoxinus* abgebildeten Fig. 22 die Richtigkeit dieser Angabe nicht zu ersehen ist, gibt Schneider in Fig. 4—7 vier Schnitte, die das Verhalten des Oviducts bei dem erwähnten *Cobitis*-Jungen illustrieren. Der schon sehr weite Oviduct endigte danach in zwei Zipfeln nach hinten blind, während seine Wände nach vorn zu auf eine Strecke verlötet erschienen (Fig. 6). Die Figur erinnert mich nun an die vielfach von mir gesehenen Bilder, wie sie etwa meinen Fig. 17 und 37 entsprechen, nur daß die dünnen Wände des Ganges so dicht einander anlagen, daß nur noch geringe Andeutungen des vorhandenen Lumens sichtbar waren. Besonders ein Vergleich der Figur Schneiders und meiner Fig. 37 dürfte das Vorhandensein eines nicht sichtbaren Lumens wahrscheinlich erscheinen lassen. In dieser Annahme werde ich besonders durch den Zustand der hinteren Strecke des schon sehr weit und stark entwickelten Oviducts bestärkt. Auch läßt die von Schneider nicht in bestimmter Weise charakterisierte sichelförmige Partie zwischen Darmmuscularis und Genitalstreifen, deren Ausdehnung in auffallender Weise der des Genital-

streifens entspricht, die Deutung zu, daß der stärkere Gewebsverband des Genitalstreifens bei der Konservierung eine intensivere Kontrahierung gegenüber der des umgebenden Bindegewebes zur Folge haben konnte. Abgesehen von diesen Möglichkeiten kann ich aber doch nur erklären, daß ich eine derartige Selbständigkeit des Oviducts nie fand. Jedenfalls kann, da, wie aus den Figuren klar zu ersehen, dieser Oviduct in seiner ganzen Ausdehnung in keiner Beziehung zum Peritonealepithel steht, es sich in diesem Falle nicht um eine Gewebsspaltung der von JÜNGERSEN beschriebenen Art handelt. SCHNEIDER geht denn auch, wie schon oben angegeben, von den noch näher zu erörternden Bildungen in dem von ihm sogenannten Genitalstrang aus. Da dieser Autor eine präzise Beschreibung der von ihm beobachteten Höhlungen; die nach ihm in der Mitte zwischen dem Ende der Ovarialhöhle und der Harnblasenmündung auftreten, nicht gegeben hat, und die diesbezüglichen Abbildungen 4 und 18 auch keine klare Vorstellung vermitteln, so kann ich leider nicht entscheiden, ob diese Höhlungen mit den von mir beobachteten, so außerordentlich charakteristischen Kanälchen identisch sind. Doch scheint mir das nicht der Fall zu sein. Ich erinnere daran, daß, wie aus meiner Fig. 34 und aus der Konstruktionsfig. 18 hervorgeht, diese Kanälchen noch in dem keimbereitenden Teil des Genitalstranges vorkommen und von mir derartige Kanälchen unter der nach hinten auswachsenden Ovarialhöhle (Fig. 34) beobachtet wurden. Deshalb glaube ich in ihnen keine selbständige Oviductanlage erblicken zu können, da ja dann der Oviduct unzweifelhaft vom Ovarium selbst gebildet würde. Über Natur und Bedeutung dieser Kanälchen kann ich nur Vermutungen äußern. Wenn wir annehmen, daß sie der Reihe nach in die sich ihnen nähernde Ovarialhöhle durchbrechen, so würde damit die frühe Entstehung der Ovariallamellen bei *Phoxinus* erklärt. Für diese Annahme habe ich aber genau so wenig weitere Anhaltspunkte als für die andre, daß diese Kanälchen Rudimente sind.

Nach meinen Beobachtungen an den männlichen Teleostiern, besonders an Männchen von *Gasterosteus*, bildet sich bei Anlage des Vas deferens, das zweifellos als Fortsetzung des Hodens nach hinten auswächst, ein reichverzweigtes Kanalnetz aus. Es gelang mir bis jetzt noch nicht, die ontogenetische Entstehung dieses Netzes in einwandfreier Weise zu ermitteln, so daß ich noch beide Möglichkeiten, die Abstammung dieser Kanälchen vom Hoden oder deren Selbständigkeit, offen lassen muß. Doch könnten gegebenenfalls die Kanälchen des oben beschriebenen Exemplars von *Phoxinus laevis* mit der An-

nahme, daß wir es mit einem unentwickelten Hermaphroditismus zu tun haben, eine Erklärung als rudimentäre Anlage des beim Männchen vorkommenden Kanalnetzes finden. Auch will ich die Möglichkeit erwähnen, in ihnen Rudimente von Vornierenkanälchen zu erblicken. Jedenfalls kann die Erklärung, nach der dieselben als eine selbständige Oviductanlage aufzufassen wären, schon deshalb für mich keinen Sinn haben, da ich glaube, bei andern Teleostiern die einheitliche Entstehung des gesamten Ovarialsackes bis zur Mündung nach außen aus der ursprünglichen Ovarialhöhle erwiesen zu haben. Die Übereinstimmung des bei *Phoxinus* noch deutlicher ausgebildeten Genitalstranges mit dem von *Gasterosteus* und den andern Teleostiern, in den sich die Ovarialhöhle fortsetzt, erscheint mir ein schwerwiegenderes Argument als die einzige Beobachtung dieser Kanälchen, für deren Deutung, wie erörtert, naheliegende mannigfache andre Möglichkeiten bestehen.

Wenn schon das Vorhandensein eines Genitalstranges, wie wir ihn bei *Phoxinus* in seiner extremsten Ausbildung kennen gelernt haben, gegen die Ableitung des Oviducts vom Peritonealepithel zeugt, so widerspricht dieser Befund noch entschiedener der von FELIX (S. 668) aufgestellten Hypothese, daß der Ovarialsack aus einer »Angliederung eines Leibeshöhlenabschnittes an den cranialen Abschnitt hervorgehe«. Diese, offenbar auf die Verhältnisse der Salmoniden sich stützende Theorie kann, wie bei *Phoxinus*, so auch bei den andern untersuchten Teleostiern keine Bedeutung haben, da gerade das distale Stück des Oviductes in keinerlei selbständiger Beziehung zur allgemeinen Leibeshöhle steht. Zudem könnte ich, selbst wenn sich in einzelnen Fällen die Richtigkeit dieser Theorie erweisen sollte, danach zwischen dem caudalen und dem cranialen Abschnitt, von dem ja gerade die Entwicklungsgeschichte erwiesen hat, daß er einen Abschnitt der Leibeshöhle darstellt, keinen qualitativen Unterschied finden, genau so wenig, als ich umgekehrt einen solchen zwischen dem durch Rinnenbildung angelegten und dem durch Auswachsen entstandenen Teil der Ovarialhöhle annehme. Wenn ich dagegen die Theorie von FELIX lediglich als den Ausdruck seiner Meinung von der Unwahrscheinlichkeit einer von der Leibeshöhle unabhängigen Oviductentwicklung erblicken darf, so kann ich mich ihr nur voll und ganz anschließen, und sie dahin ergänzen, daß wir in dem Anschluß eines cranialen, sich auf das ganze Ovarium erstreckenden Teiles an den caudalen, einer besonderen Bildung der Leibeshöhle entsprechenden Abschnitt eine kurze Skizzierung des phylogenetischen Entwicklungsprozesses des Ovarialhöhlensackes der Teleostier zu erblicken haben.

Damit bin ich bei der Formulierung meines positiven Resultates angelangt. Wie schon BROCK aus seinen theoretischen Betrachtungen folgerte, hat nun die Entwicklungsgeschichte jeden genetischen und morphologischen Unterschied zwischen Ovarialkanal und Oviduct aufgehoben. Den betreffenden Bildungen der Knochenfische kommt wohl die Funktion, aber nicht der Name im Sinne der Eileiter der andern Wirbeltiere zu. Der Zusammenhang der weiblichen Geschlechtsorgane innerhalb des Kreises der Teleostier stellt sich so dar, daß der gesamte Ovarialsack dem offenen Genitaltrichter und dem dessen Fortsetzung nach vorn bildenden Peritonealtrichter der Salmoniden homolog ist und daß die Stelle der ursprünglichen Furche der Trichtermündung entspricht. Beide Einrichtungen sind besondere Bildungen der Leibeshöhle und stellen ein Stück derselben dar, dessen Selbständigkeit bei den übrigen Teleostiern gegenüber den Salmoniden nur weiter gediehen ist. Auch erfolgen diese Bildungen nicht im Anschluß an schon vorhandene Einrichtungen der Leibeshöhle wie deren hintere Zipfeltrichter mit den Abdominalporen, sondern sie charakterisieren sich als vollständige Neubildung.

Vergleich der Eileiter der Knochenfische und der andern Wirbeltiere.

Über die Beziehungen des Ovarialsackes zu den Eileitern der andern Wirbeltiere kann ich mich kurz fassen. Wie schon in der Einleitung bemerkt, ist ein solcher Vergleich in zwei Richtungen möglich, einmal mit den MÜLLERschen Gängen der Selachier, und zweitens mit denen der Amphibien und Amnioten.

Durch die gewonnene Erkenntnis, daß bei derartigen Vergleichungsversuchen nun wieder die gesamte Ovarialhöhle der Teleostier in Betracht gezogen werden muß, tritt die von allen neueren Forschern anerkannte Unmöglichkeit eines Vergleiches des der Leibeshöhle entstammenden Oviducts der Teleostier mit dem der Selachier nur um so stärker hervor. So lange die jetzt allgemein herrschende Lehre von der Abstammung der MÜLLERschen Gänge bei den Selachiern vom Urnierengang ihre Geltung bewahrt und keine Übergänge in einer bis jetzt noch unbekannten Form aufgefunden werden, so lange behalten die Eileiter der Selachier eine vollkommen isolierte Stellung.

Anderseits ist ein direkter Vergleich zwischen den Eileitern der Knochenfische und denen der höheren Wirbeltiere dadurch ausgeschlossen, daß die Anlage der letzteren in Form von besonderen Peritonealstreifen bei den Knochenfischen überhaupt nicht existiert. Ein

derartiger Vergleich ist nur mit Hilfe weiterer Hypothesen möglich. So nimmt FELIX (S. 833) an, daß wir in den Eileitern der höheren Wirbeltiere, also in den beschriebenen Peritonealstreifen Abkömmlinge des auch bei den Selachiern vorkommenden Nierenrandkanals zu suchen haben. Der Weg, auf dem dieser Forscher zu dieser Deutung gelangte, führte über die Deutung des Vas deferens bei Ganoiden, Dipnoern und Teleostiern. Der Gedankengang ist, kurz skizziert, folgender: Die Vasa efferentia der Urogenitalverbindung der Selachier entstehen zur Hälfte aus dem Keimepithel und zur Hälfte aus dem MALPIGHIschen Körperchen der Urniere. Bevor diese Kanälchen in den primären Harnleiter einmünden, entsteht ein Längskanal dadurch, daß die einzelnen Vasa efferentia sich durch eine Längscommissur verbinden: der Nierenrandkanal. Dieser teilt somit die einzelnen ausführenden Kanälchen in einen Urnierenabschnitt und in einen Genitalabschnitt. Nimmt man nun an, daß dieser Kanal sich an der Stelle bildet, an der die beiden Abschnitte der Vasa efferentia zusammenstoßen, so hätten wir in ihm einen Abschnitt der Leibeshöhle zu erblicken, weil an dieser Stelle die beiderseitigen Kanalabschnitte früher in den zwischen Genitalfalte und Mesenterium eingeschlossenen Teil der Leibeshöhle mündeten. Nun können, wie eine zusammenhängende Reihe bei den Ganoiden zeigt, die einzelnen Abschnitte der Vasa efferentia so zurückgebildet werden, daß von den vorderen nur der Genitalabschnitt von den hinteren nur der mit der Urniere in Beziehung stehende persistiert. Damit tritt der Nierenrandkanal in die Funktion eines Vas deferens ein, bis ihm nach Rückbildung des letzten Vas efferens im Urnierenabschnitt die Beförderung der Geschlechtsprodukte allein zukommt. Durch Auswachsen gewinnt er eine selbständige Mündung nach außen. Damit wäre ein Ausführungsweg gegeben, der phylogenetisch durch Abschnürung desjenigen Abschnittes der Leibeshöhle in den »von der Genitalfalte her die Stränge des Keimepithels, von der Urniere her die Ergänzungskanälchen« einmündeten, entstanden ist und der sich »ontogenetisch durch Anastomosenbildung zwischen den aus Teilen der Leibeshöhle hervorgegangenen »Ergänzungskanälchen« anlegt.

Wenn wir nun diese von FELIX in erster Linie in bezug auf die Ausführungswege der Männchen gemachten theoretischen Erörterungen auf die Eileiterbildung übertragen, so wäre nach FELIX die bald mediale, bald laterale Lage der Eileiter dahin zu erklären, daß die Anlage der ersteren im Anschluß an die medialen primären, die der andern im Anschluß an die lateralen sekundären Nephrostome erfolge.

Tatsächlich münden bei *Lepidosteus*, der als einziger Ganoide einen den Teleostiern vollständig ähnlichen Ovarialsack (Hyrtl 14c) nach parovarialem Modus anlegt, die sekundären Nephrostome in denselben (Balfour u. Parker 1e).

Man wird zugeben müssen, daß die Hypothese vom Nierenrandkanal sich mit der Anlage des Eileiters der höheren Wirbeltiere aus dem Peritonealepithel und für die Beziehungen des Amphibienoviductes zu den hinteren Vornierentrichtern vereinbaren läßt. Auch für die Abstammung des ein Stück der Leibeshöhle vorstellenden Teleostieroviductes und dessen Bildung durch die Gonade sind Hinweise da. Doch dürften zahlreiche Einwendungen erstehen, die nicht ohne bedenkliche Umdeutungen durch diese Theorie zu beseitigen sind. Erstens legen die weiblichen Selachier keinen Nierenrandkanal an. Ferner ist gerade bei den Amphibien und Amnioten, deren Eileiter doch einem Nierenrandkanal entsprechen soll, der Nierenrandkanal zwar angelegt, wird aber zurückgebildet, und drittens müßten bei hermaphroditischen Knochenfischen nicht nur Vas deferens und Ovarialhöhle dem Nierenrandkanal entsprechen, sondern diese Bildung müßte sogar in zwei verschiedenen phylogenetischen Stufen auftreten, da wir in der Entwicklung der Ovarialhöhle eine phylogenetisch ältere Stufe als in der Anlage des Vas deferens erblicken müßten. Auch läßt sich der Oviduct der Salmoniden, den wir dem Ovarialkanal für homolog erklären müßten, schwerlich von einem Nierenrandkanal ableiten.

Wenn wir schon den Oviduct der Knochenfische als seine Ovarialhöhle, und diese wieder als ein Stück abgekammertes Cölom erkannt haben, so scheint es mir doch nicht geraten, diese Bildung mit dem, phylogenetisch durch Abkammerung des medialen Cöloms entstanden zu denkenden, ontogenetisch sich als Längscommissur der Vasa efferentia bildenden Nierenrandkanal in Zusammenhang zu bringen. Der hypothetischen Annahme einer Cölomabkammerung zur Bildung eines Nierenrandkanals können wir die tatsächliche Beobachtung eines derartigen Vorganges zur Bildung der Ovarialhöhle gegenüber stellen. Die, wie bei der Anlage der Vornierenkammer anzunehmenden, physiologischen Beweggründe zur Bildung eines geschlossenen Weges für die Geschlechtsprodukte sind mindestens ebenso stark wie zur Ausbildung eines Nierenrandkanals. Es ist deshalb kein Grund vorhanden, in der Ovarialhöhle keine Primäranlage zu erblicken. Gerade die Klarheit und Einfachheit der ontogenetischen Vorgänge spricht ausschließlich zugunsten dieser Annahme; zudem liegen im Verhalten der Salmoniden und Muraenoiden einerseits und im Verhältnis der

parovarialen Höhle zur entovarialen anderseits eine Reihe phylogenetischer Phasen dieser Entwicklung vor. Auch scheint es mir keineswegs unwichtig, zu bemerken, daß es gerade das Fortpflanzungsgeschäft ist, dem hier diese morphogene Bedeutung zukäme.

Inwiefern sich die Ganoiden außer *Lepidosteus* den Teleostiern anreihen lassen, muß deren noch unbekannte Ontogenese zeigen. Die schon geschilderten Verhältnisse von *Lepidosteus* und die Beobachtung eines in die Leibeshöhle offenen, nach hinten blind endigenden Trichters durch Jüngersen (15b) bei einem männlichen *Acipenser* und von Lebedinsky (17) bei einer weiblichen Larve von *Calamoichthys* lassen die Möglichkeit offen, daß die Verhältnisse der Knochenfische auch bei andern Fischgruppen wiederkehren.

Um schließlich auch der höheren Wirbeltiere zu gedenken, so müssen wir, wenn die Beteiligung der Vornierentrichter am Aufbau des Oviductes außer Betracht gelassen wird, als Hauptunterschied die Unabhängigkeit der Eileiter von der Gonade betonen. Doch genügt, ohne auf die Ganoiden Bezug zu nehmen, ein Hinweis auf die Salmoniden, um uns zu erinnern, daß die Sonderbildung der Leibeshöhle keineswegs auf die Gonade fixiert, sondern als nur auf dieselbe übergreifend zu betrachten ist. Es wäre deshalb nicht unmöglich, daß die von der offenen Ausbuchtung zur geschlossenen Abkammerung übergehende Oviductbildung sich noch weiter differenzierte und schließlich zu einer als Streifen im Peritoneum lokalisierten Oviductanlage fixierte. Ich erwähne diese Hypothese nur, um zu zeigen, daß bei der von mir gegebenen Deutung des Ovarialsackes der Knochenfische als einer einfachen Umbildung eines Abschnittes der Leibeshöhle nicht jeder Weg nach den andern Tiergruppen versperrt ist. Dieser Deutung aber glaubte ich nach meinen Untersuchungen nicht entraten zu können.

Zusammenfassung.

Eine kurze Übersicht der vorliegenden Untersuchungen zeigt folgende Ergebnisse:

Die Petromyzonten besitzen zwei echte Abdominalporen, die die Mündungen der Leibeshöhle in den Urogenitalsinus darstellen.

Die Selachier und Salmoniden (auch die männlichen) haben ebenfalls paarige Poren oder Rudimente solcher Anlagen. Wie bei Petromyzon sind auch hier die Poren einfache Durchbruchsöffnungen der Leibeshöhle nach außen und somit echte Abdominalporen. Nur bei Petromyzonten dienen dieselben als

Ausfuhrwege für die Geschlechtsprodukte und zwar beiden Geschlechtern.

Sowohl weibliche wie männliche Salmoniden haben einen Genitalporus. Derselbe ist eine Neuerwerbung, die bei allen weiblichen Teleostiern durch eine Neubildung der Leibeshöhle herbeigeführt wird.

Diese Neubildung besteht in der Abkammerung eines Cölomabschnittes, der zum Ausführungsgang des Geschlechtsapparates wird. Bei den Salmoniden bleibt dieser Abschnitt als offener Genitaltrichter mit dem Cölom in dauernder Verbindung, während er bei den übrigen Teleostiern sich als weite Ovarialhöhle vollständig von der allgemeinen Leibeshöhle abschließt. Daher sind Genitaltrichter und Ovarialhöhle einander homolog.

An dem Aufbau des gesamten Geschlechtsapparates der weiblichen Teleostier beteiligen sich keine selbständigen, von der Keimdrüse unabhängigen Oviductanlagen. Die als Eileiter dienenden distalen Strecken der Ovarialsäcke sind Teile der nach hinten auswachsenden Ovarialhöhle. Der gemeinsame weite Ausführungsgang ist aus der Verschmelzung der beidesseitigen Ovarialhöhlen hervorgegangen. Den Teleostiern fehlt daher jegliche direkte Beziehung zu einem echten MÜLLERschen Gang.

Straßburg i. E., im März 1913.

Literaturverzeichnis.

(Da hier nur die in vorliegender Arbeit citierten Erscheinungen aufgezählt sind, so verweise ich auf das vollständige Literaturverzeichnis von FELIX im Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere von O. HERTWIG, Bd. III, Teil I, Kapitel II, Schluß.)

1a. A. BALFOUR, On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates. Journ. Anat. and Phys. Vol. X. 1876a.

b. — The development of Elasmobranch Fishes. Ibid. Vol. XI. 1876b.

c. — On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XVIII.

d. — Handbuch der vergleichenden Embryologie (deutsch).

e. A. BALFOUR and W. N. PARKER, On the structure and development of Lepidosteus Phil. Transact. R. S. 1882. Edingb.

2. BLESS, The corrolated distribution of abdominal pores and nephrostomes in fishes. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXXII. 1898.

3. T. WM. BRIDGE, Pori abdominales of Vertebrata. Ibid. Vol. XIV. 1879.

4. R. H. Burne, The porus genitalis in the Myxinidae. Journ. Linnean Soc. Zoology. Vol. XXVI. 1898.

5a. J. Brock, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.

b. — Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muränoiden. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. II. 1881.

6. J. T. Cunningham, On the development of the oviduct in Teleosteans. Proc. R. Soc. Edingburgh 1867/68.

7. J. Eismond, Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-œufs en particulier. Bibl. anat. I. T. VI. 1898.

8. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XIII. Mitt. d. zool. Stat. Neapel. Bd. VIII. 1888.

9a. Felix, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte. Bd. VIII. 1897a.

b. Felix und Bühler, Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte. Bd. III. Teil I.

10. M. Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.

11a. Alex. Goette, Petromyzon fluviatilis. Abh. z. Entwicklungsgesch. der Tiere. 1890.

b. — Entwicklungsgeschichte der Unke.

12a. B. Haller, Über den Ovarialsack der Knochenfische. Anat. Anz. Bd. XXVII. 1905.

13a. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Anamniern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.

b. — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Reptilien. Ibid. Bd. XLVIII. 1889.

14a. J. Hyrtl, Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. Denkschr. d. Wien. Akad., Abt. Naturwiss. Bd. I. 1850.

b. — Das uropoetische System der Knochenfische. Ibid. Bd. II. 1851.

c. — Über den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Ibid. Bd. VIII. 1854.

15a. Hect. F. E. Jüngersen, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Knochenfischen. Arb. zool.-anat. Institut Würzburg. Bd. IX. 1889.

b. — Über die Urogenitalorgane von Polypterus und Amia. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1900.

16. Mac Leod, Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reprod. femelle des Téléostéens. Arch. biol. T. II. 1881b.

17. J. Lebedinsky, Über die Embryonalniere von Calamoichthys calabaricus. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895.

18a. H. Rabl, Über die Vorniere und Entwicklung des Müllerschen Ganges bei Salamandra maculosa. Arch. mikr. Anat. Bd. LXIV. 1904.

b. — Über die Entwicklung des Tubentrichters und seine Beziehung zum Bauchfell bei Salamandra maculosa. Ibid. Bd. LXIV. 1904b.

c. — Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Arch. LIV. 1899.

19a. H. Rathke, Über die weiblichen Geschlechtsteile des Lachses und des Sandaales. Merchels Arch. Bd. VI. 1820b.
b. — Über die Geschlechtsteile der Fische. Neueste Schriften d. Naturforschergesellsch. Danzig. Bd. 1824b.
c. — Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Ibid. 1825b.
d. — Zur Anatomie der Fische. Müllers Arch. 1836.
20. Guido Schneider, Über die Entwicklung der Genitalkanäle bei Cobitis taenia und Phoxinus laevis. Mem. Akad. St.-Pétersbourg I. T. II. 1895.
21. J. Schottländer, Über den Graafschen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Mensch und Säugetier. Mikr. Arch. 1893. Bd. XLI.
22. C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arb. zool.-anatom. Instit. Würzburg. Bd. II. 1875d.
23. Stannius, Zootomie der Wirbeltiere. 1854.
24. Stöckel, Über Teilungsvorgänge in Primordialeiern bei einer Erwachsenen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LIII. 1899.
25a. W. Turner, A contribution to the visceral anatomy of the Greenland Shark (Laemargus borealis). Journ. anat. a. phys. Vol. VII. 1873.
b. — Additional observations. Ibid. Vol. VIII. 1874.
c. — Note on the oviduct of the Greenland Shark. Ibid. Vol. XII. 1878.
26. C. Vogt, Sur l'ovaire des jeunes Vérons (Phoxinus laevis). Arch. biol. T. III. 1882.
27. W. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig, Engelmann. 1870.
28. M. Weber. Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morph. Jahrb. Bd. XII. 1887.

Erklärung der Tafelfiguren.

Allgemeine Bezeichnungen.

A, After;
C, Cölom;
D, Darm;
Ei, Eier;
Ek, Haut;
fi, Fett;
H, Harnleiter;
Hb, Harnblase;
Hbg, Harnblasengang;
GP, Genitalporus;
GT, Genitaltrichter;
V, Blutgefäße;
GV, Blutgefäß der Gonade;
HM, Harnmündung;
i. fettartiges Gebilde;
K, Kanälchen;
Ms, Mesenterium;
OH, Ovarialhöhle;
OV, Ovar;
OVM, Ovarialmasse;
P, Abdominalporus;
p. Peritoneum;
SB. Schwimmblase.

Tafel I.

Fig. 1. Konstruktion aus Querschnitten durch ein ausgewachsenes Exemplar von *Petromyzon fluviatilis*. Die beiden Harnleiter *H* vereinigen sich bei *M* zu einem gemeinsamen Gang, in den weiter nach hinten beiderseits die zu langen Schläuchen ausgezogenen Leibeshöhlen *C* bei *P* münden. Der dadurch entstandene Urogenitalsinus mündet bei *PM* auf einer großen, in der Kontur angedeuteten Papille.

Fig. 2. Konstruktion aus Querschnitten durch die Afterpapille von *Salmo irideus.* Zwischen Darm *D* und Harnblasengang *G* zieht der mit weiter Öffnung in die Leibeshöhle *C* mündende Genitaltrichter *GT* bis in die äußerste Spitze der Papille, wo er bei *GP* blind endigt. Der Durchbruch nach außen erfolgt an dieser Stelle. Die Leibeshöhle *C* zieht sich zu beiden Seiten des Darmes zu engen Kanälen aus, die in einer tiefen Hautfalte durch die Abdominalporen nach außen münden. In der Figur ist die linke Afterwand entfernt, um die Stelle des Abdominalporus zu zeigen. *HM*, Harnmündung.

Fig. 3. Dieselbe Konstruktion wie Fig. 2 vom Menschen. Der Genitaltrichter *GT*, der in *GP* ebenfalls eine eigne Öffnung erhält, kommuniziert nicht mit der Leibeshöhle, sondern setzt sich in den Hohlraum in den Hoden fort. Alles übrige wie Fig. 2.

Fig. 4. Querschnitt durch das linke Ovar eines *Leuciscus* von 35 mm Länge. Allgemeine Bezeichnungen.

Tafel II.

Fig. 5. Schnitt durch das rechte Ovar einer *Tinca vulgaris* von 60 mm Länge. *GZ*, Genitalzellen, von denen bei 1 viele in einem großen Nest vereinigt liegen. Bei 2 ein Follikel, das durch hineinwucherndes Bindegewebe in zwei zerlegt ist. Bei 3 durch Teilung entstandene Follikel, die jedes mehrere Eier enthalten. Im rechten Follikel sind die Eikerne aufgelöst und die Grenzen der einzelnen Eizellen kaum noch zu erkennen. Bei 4 und 5 mehrkernige Eier. *X*, Bindegewebezellen.

Fig. 6—17. Schnitsserien von *Gasterosteus aculeatus.* Allgemeine Bezeichnungen.

Fig. 6—10. Von einem Jungen von 13 mm. Die in

Fig. 6 geschlossene Ovarialhöhle *OH* stellt weiter hinten in

Fig. 7 eine tiefe offene Furche dar.

Fig. 8. Einige Schnitte hinter Fig. 7. Die offene Furche ist breiter.

Fig. 9. Die Massen der beiden Ovarien sind miteinander verschmolzen. Die Ovarialhöhle ist wieder für eine kurze Strecke geschlossen und endigt blind. *OH*.

Fig. 10. Hinteres Ende der Ovarialmasse *OVM* im Mesenterium.

Fig. 11—15 stammen von einem 23 mm großen Exemplar mit vollständig geschlossenem Ovarialsack.

Fig. 11. Die beiden Ovarien getrennt mit geschlossener Ovarialhöhle. Nur die dorsale Seite ist keimbereitend.

Fig. 12. Ovarialmasse und Ovarialhöhlen beider Ovarien sind miteinander verschmolzen. Bei *Hb* der über die Einmündung der primären Harnleiter hinausreichende vordere Teil der Harnblase.

Fig. 13. Schnitt durch die Mündungstelle der Harnleiter. Die Wände des weiten Ovarialsackes haben alle ausschließlich bindegewebigen Charakter.

Fig. 14. Einige Schnitte weiter zurück. Von der linken Leibeshöhle ist nur noch ein kleiner Zipfel *C* vorhanden, während die rechte einen engen Spalt darstellt. Die Ovarialhöhle *OH* ist ebenfalls zu einem engen Spalt zusammengedrückt. In ihrer Dorsalwand sind einige Ureier (*Ei*) zu erkennen.

Fig. 15. Blindes Ende der Ovarialhöhle im Afterpfropf.

Fig. 16 u. 17. Schnitte durch das hintere blinde Ende des Ovarialsackes bei einem ausgewachsenen Tier. Bei *Ei* in Fig. 16 ein reifes Ei. In Fig. 17 ist das Lumen des vom Harnblasengang *Hbg* eingedrückten Ovarialsackes zweimal getroffen.

Tafel III.

Fig. 18. Konstruktion aus den Querschnitten 32—36 von *Phoxinus laevis.* Die Ovarialmasse setzt sich als solider Strang in das Bindegewebe des Afterpfropfes fort und legt sich mit seinem hinteren Ende dem Epithel des Harnblasenganges dicht an. Allgemeine Bezeichnungen. *K*, in Ovarialmasse auftretende isolierte Kanälchen mit starkem Cylinderepithel.

Fig. 19—36. Querschnitte von *Phoxinus laevis.* Allgemeine Bezeichnungen.

Fig. 19—31. Schnittserie durch ein 16 mm großes Tier.

Fig. 19. Linkes Vorderende des Ovars *a* kompakt, rechtes Ovar *b* ist lateralwärts umgeschlagen und bildet durch Verwachsen mit der Bauchwand einen vorn offenen Kanal.

Fig. 20. Ovar *a* ebenfalls lateralwärts umgeschlagen und bildet mit der dorsalen Cölomwand eine offene Furche. An Ovar *b* hängt eine gefäßführende Bindegewebsfalte *F*.

Fig. 21. Ovar *a* mit der Bauchwand verwachsen und bildet einen vorn offenen Ovarialkanal.

Fig. 22—24. Die Ansatzstelle des Ovars rückt immer mehr medianwärts. *i*, fettartiges Gewebe.

Fig. 25 u. 26. Nur die mediale Hälfte weist noch reichliche Ovarialmasse auf, während die laterale sich verdünnt und schließlich zu einem dünnen Ligament (Fig. 26) wird.

Fig. 27—29. Die laterale Verwachsung der Gonade mit der Bauchwand hört auf. Die Ovarialhöhle läuft in Fig. 29 als flache Furche aus.

Fig. 30. Das Ovar stellt im hinteren Ende eine kompakte Masse dar.

Fig. 31. Orientierungsfigur. Während das Ovar *b* die normale Lage zeigt, ist Ovar *a* nahezu in die Medianlinie gelangt.

Fig. 32—36. Schnittserie eines Tieres von 32 mm Größe.

Fig. 32. Die beiden Ovarien liegen so dicht nebeneinander, daß die ihre Ovarialhöhlen trennende Wand wie die Fortsetzung des Mesenteriums erscheint.

Fig. 33. Das linke Ovar verjüngt sich vor dem rechten, die Ovarialmassen und Ovarialhöhlen haben sich vereinigt. In dem das Fettgewebe (*fi*) trennenden Bindegewebe ist eine senkrecht verlaufende Vene getroffen.

Fig. 34. Weiter zurück durchsetzt das Blutgefäß der Fig. 33 die Ovarialmasse. Dadurch erscheint die Ovarialhöhle wieder paarig. Unter dem Lumen der linken Ovarialhöhle ist ein in die Ovarialmasse eingebettetes Kanälchen (*K*) zu erblicken, das von starkem Cylinderepithel gebildet ist.

Fig. 35. Etwas weiter zurückliegender Schnitt. Die Ovarialmasse der beiden Ovarien stellt eine einheitliche breite Schicht dar, in der zahlreiche isolierte Kanälchen (*K*) wie das in Fig. 34 beschriebene, sichtbar sind.

Fig. 36. Querschnitt durch den Afterpfropf. Zwischen Harnblase und Enddarm zieht die Fortsetzung der Ovarialmasse als Zellenstrang (*OVM*) einher, dessen Elemente sich vom umgebenden Bindegewebe deutlich abheben.

Fig. 37—42. Schnittserie durch ein Exemplar von *Gobio fluviatilis* von 27 mm Längen.

Fig. 37. Die vereinigte Ovarialmasse *OVM* mit dem als enger Spalt sich darstellenden Ovarialkanal *OH* ist ganz von Fett (*fi*) umgeben. Sowohl im Mesenterium wie in der in seiner dorsalen Fortsetzung liegenden Bindegewebsfalte *F* sind starke Blutgefäße getroffen.

Fig. 38. Sechs Schnitte weiter zurück. Die Ovarialmasse hat sich verjüngt und ist durch einen gefäßführenden Bindegewebsstrang getrennt.

Fig. 39. Zehn Schnitte weiter zurück. Die beiden Hälften der Ovarialmassen sind durch ein senkrecht verlaufendes starkes Venengefäß getrennt. Die Wände der Ovarialhöhlen liegen dicht aneinander.

Fig. 40. Weitere 15 Schnitte rückwärts ist das trennende Blutgefäß mit Bindegewebswand verschwunden, die Ovarialmassen sind verstärkt und bilden wieder eine einheitliche Lage. Die beiderseitigen Fortsetzungen der Ovarialhöhle sind noch getrennt.

Fig. 41. Drei Schnitte weiter nach hinten sind die beiden Hohlräume wieder zu einem breiten weiten Gang vereinigt. Die Leibeshöhle stellt hier noch zwei laterale Zipfel (*C*) dar.

Fig. 42. Nach weiteren zehn Schnitten endigt der Ovarialgang in zwei Zipfeln blind im Bindegewebe des Afterpfropfes.

Das Nervensystem der Oegopsiden.

Von

Karl Richter

aus Leipzig.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 22 Figuren im Text und Tafel IV.

Inhalt.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit entstand auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor CHUN, der mir die Aufgabe zuwies, vergleichend anatomische Untersuchungen über das Nervensystem myopsider und oegopsider Cephalopoden anzustellen, und zwar an den Formen *Ommatostrephes*, *Illex* und *Rossia*. Anfang des Wintersemesters 1910 begann ich mit der Untersuchung von *Ommatostrephes*. Es zeigten sich hierbei bald mancherlei Mängel und Ungenauigkeiten in der bisherigen Darstellung der einschlägigen Verhältnisse, so daß ich mich

zu einer Beschränkung auf oegopside Formen, und zwar speciell auf die Familie der Ommatostrephiden, entschloß. Das Genus *Rossia* ließ ich fallen; an seiner Statt bezog ich die Form *Stenotheuthis*, als ebenfalls zur Familie der Ommatostrephiden gehörig, in den Kreis meiner Untersuchungen ein.

Das Ziel, das ich mir nunmehr steckte, war die möglichst eingehende, durch eine hinreichende Zahl klarer und übersichtlicher Abbildungen erläuterte Darstellung der äußeren Gestaltung des Nervensystems der genannten drei Formen aus der Familie der Ommatostrephiden; es sind dies der genauen Speciesbezeichnung nach, worin ich mich an Pfeffer (1912) halte, folgende:

1) *Illex illecebrosus* Coindetii,
2) *Ommatostrephes sagittatus* (Lamarck) 1799,
3) *Stenoteuthis Bartrami* (Lesueur) 1821.

Außerdem gestattete mir Herr Prof. Chun eine kurze Nachuntersuchung an demselben Material von *Chiroteuthis imperator*, das ihm bei Abfassung seines Oegopsidenwerkes (1910) vorgelegen hat. Bei Beschreibung derjenigen Teile des Nervensystems, die ich bei *Chiroteuthis* selbst in Augenschein nehmen konnte, werde ich die Befunde meiner Nachuntersuchung mitteilen.

Von den drei — *Chirotheutis* nicht eingerechnet — von mir untersuchten Formen aus soll in dieser Arbeit vergleichend auf das Nervensystem aller übrigen oegopsiden Cephalopoden, soweit sich darüber eben Angaben in der Literatur finden, eingegangen werden, und zwar rein morphologisch-topographisch. Das Nervensystem der Myopsiden hat in entsprechender Weise erst jüngst eine Berücksichtigung in der Arbeit von Hillig (1912) erfahren, auf die ständig mit bezuggenommen werden soll.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Chun, für das Interesse und die weitgehende Förderung, die er meiner Arbeit zuteil werden ließ, meinen innigsten Dank auch an dieser Stelle auszusprechen. Durch seine Vermittelung war es mir insbesondere auch vergönnt, im Herbst 1911 einen fünfwöchigen Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Neapel zu nehmen, wozu mir das Königlich-Sächsische Ministerium des Kultus und öffentlichen Unterrichts die Benutzung eines der von ihm gemieteten Arbeitstische eingeräumt hatte. Bei der Materialkonservierung war mir in äußerst zuvorkommender Weise Herr Dr. Naef behilflich, dem ich neben den andern Herren der Neapeler Station vor allem herzlichen Dank schulde. Auch den Herren Dr. Steche und Dr. Hempelmann vom Leipziger Zoologischen Institut fühle ich mich zu Danke verpflichtet.

Literatur.

Die oegopsiden Cephalopoden sind im Vergleich zu den myopsiden und octopoden Formen nicht allzu häufig einer genaueren anatomischen Zergliederung unterzogen worden. So kommen denn auch bezüglich des Nervensystems der Oegopsiden nur einige größere Arbeiten in Betracht.

Hancock (1852) liefert wohl zum ersten Male eine eingehende Beschreibung des Nervensystems eines Oegopsiden, und zwar von *Ommastrephes todarus*. Diese Species ist offenbar synonym mit meinem *Ommatostrephes sagittatus*; allerdings finde ich in der Reihe der Synonyma dieser Form in dem ausführlich gehaltenen Werke von Pfeffer (1912, S. 439) einen *Ommastrephes todarus* Hancock nicht mit aufgeführt. Was die Hancocksche Arbeit selber anbelangt, so kann sie als auch heute noch brauchbar bezeichnet werden; sie bot mir bei meinen Untersuchungen eine ausgezeichnete Grundlage. Chéron (1866), dessen grundlegendes Werk 14 Jahre nach dem von Hancock erscheint, nennt, was auch Hillig (1912) vermerkt, eigentümlicherweise Hancocks Arbeit überhaupt nicht.

Dagegen tut Posselt (1890) ihrer rühmend Erwähnung in seiner Abhandlung über *Todarodes sagittatus* (nach Pfeffer synonym mit *Ommatostrephes sagittatus*). Wenn Posselt auch in einigen Punkten, auf die später hingewiesen werden soll, die Darstellung Hancocks erweitert, so erwähnt er anderseits verschiedene Nerven, die Hancock bereits feststellt, überhaupt nicht; da er außerdem, was Abbildungen des Nervensystems anbelangt, sich mit einem bloßen Hinweis auf Hancock begnügt, so kann man seine Arbeit, als Ganzes genommen, kaum als einen Fortschritt gegenüber Hancock bezeichnen.

Von Appellöf kommen hier zwei Arbeiten in Frage. In seinen Teuthologischen Beiträgen I (1889, S. 14—19) gibt er eine ansprechende Schilderung des Nervensystems von *Veranya sicula* Krohn, nach Pfeffer synonym mit *Octopodoteuthis sicula* Rüppell 1844. In den Teuthologischen Beiträgen II (1890, S. 6—12) handelt es sich um *Chaunoteuthis mollis* n. g. n. sp. *Oegopsidarum*. In der Beschreibung des Nervensystems dieses Oegopsiden kommt er auf einige Verwandte, die uns hier auch interessieren, zu sprechen. Die Darstellung wird ebenso wie bei *Veranya* durch mehrere Abbildungen erläutert.

Carlson (1905) geht, wie schon der Titel seiner Arbeit: »Physiology of the Invertebrate Heart« erwarten läßt, nur auf einen begrenzten Teil des Nervensystems ein, und zwar auf das Visceralsystem

von *Ommastrephes illecebrosa.* Selbst wenn Pfeffer diese Form nicht ausdrücklich als synonym meinem *Illex illecebrosus* aufführte, würden wir im Laufe der Darstellung, die, von unwesentlichen Einzelheiten abgesehen, eine überraschende Übereinstimmung meiner Befunde für *Illex illecebrosus* mit denen Carlsons für *Ommastrephes illecebrosa* ergeben wird, zu dieser Auffassung gedrängt worden sein. Erwähnen möchte ich, daß Carlsons klare, übersichtliche Figuren (Taf. VII, Fig. 20 u. 21) mir die Anregung zu den ähnlich ausgeführten Fig. 10 und 11 gegeben haben.

Von Chuns Darstellung des Nervensystems von *Chiroteuthis imperator* leisteten mir bei meinen Untersuchungen die beigegebenen Abbildungen (Chun 1910, Taf. XLI und XLIII), insonderheit die Fig. 5 der Taf. XLI, recht schätzbare Dienste.

Während wir, abgesehen von Carlson (1905), auf die Arbeiten der bisher genannten Autoren ständig werden zurückkommen müssen, wird sich bei den im folgenden zu nennenden Abhandlungen nur mehr ein gelegentliches Eingehen als nötig erweisen.

von Jhering (1877) stützt sich bei seinen großzügigen vergleichenden Betrachtungen betreffs des oegopsiden Nervensystems ganz auf Hancock.

Die Abhandlung von Brock (1880) wird uns mit zu beschäftigen haben beim Ganglion stellatum, bei der Armnervencommissur und bei den Visceraliscommissuren.

Vigelius (1881) bringt ein paar kurze Notizen über einen selteneren Oegopsiden, nämlich (nach Pfeffer) *Thysanoteuthis rhombus* Troschel 1857.

Weiss (1888) kommt in Betracht beim Geruchsorgan und den Pallialnerven.

Von Pelseneer (1888, 1895, 1899) haben wir außer ein paar Abbildungen nur wenig zu berücksichtigen.

Aus Wülkers (1910) Arbeit, die sich außer mit systematischen Erörterungen insbesondere mit der Anatomie der Speicheldrüsen der Dibranchiaten befaßt, ergibt sich für uns, streng genommen, nur eine vereinzelte Angabe. Bezüglich der Speicheldrüseninnervierung werden hier leider nur frühere Befunde, und zwar von nicht-oegopsiden Formen, beigebracht.

Am Ende meiner kurzgefaßten Literaturbesprechung möchte ich nicht verfehlen, auf diejenige von Hillig (1912, S. 738—741) hinzuweisen.

Material und Methode.

Das Material wurde ausschließlich von der Zoologischen Station Neapel bezogen bzw. von dort mitgebracht. Das Präparieren an frischem Material erwies sich nicht als günstig: die Gewebe sind zu gleichmäßig gefärbt, als daß man in feinere Einzelheiten des Nervenverlaufs einzudringen vermöchte. So wurde die Untersuchung durchaus an konserviertem Material durchgeführt, wovon mir am reichlichsten solches von *Illex* zur Verfügung stand, das ich während meines Aufenthaltes an der Neapler Station allein lebend hatte erhalten können. Einiges vortrefflich konserviertes *Ommatostrephes-* und *Stenoteuthis*-Material überließ mir gütigst Herr Dr. Naef, dem ich auch die Kenntnis der Zusammensetzung der zur Konservierung fast ausschließlich — nur einige Formolexemplare kamen sonst noch zur Verwendung — benutzten Chromessigsäurelösung verdanke, wie sie Hillig (1912, S. 742) bereits veröffentlicht hat. Auf seine Arbeit kann ich betreffs der sonstigen hier nicht erwähnten technischen Einzelheiten einfach verweisen. Betonen möchte ich noch, daß die Orientierung des Cephalopodenkörpers, die im folgenden eingehalten werden soll, die sogenannte physiologische ist.

Was die Größe der untersuchten Exemplare anlangt, so steht an erster Stelle *Ommatostrephes* mit einer Mantellänge von 23—24 cm, es folgt *Stenotheutis*, wo die Mantellänge bei den verschiedenen mir vorliegenden Exemplaren zwischen 16 und 22 cm schwankte; endlich *Illex* mit einer durchschnittlichen Mantellänge von 12 cm.

Wenn Hillig (S. 743ff.) des nähern sein Vorgehen bei der Präparation des centralen Nervensystems und der von ihm ausgehenden Nerven beschreibt, so dürfte das nicht zuletzt dem Physiologen willkommen sein, dem an der möglichst unversehrten und dabei schnellen Freilegung eines bestimmten, eng umgrenzten Bezirks des Nervensystems gelegen sein muß. Auch ich fand es schließlich als sehr zweckmäßig, mit der Präparation des centralen Nervensystems auf der Dorsalseite des Kopfes zu beginnen, wenig vor der Mitte des dorsalen Mantelvorderrandes. Man trifft auf diese Weise bei einiger Übung unfehlbar auf die Kuppe des Cerebralganglions, wodurch man sofort über die ungefähre Lage der übrigen Teile im klaren ist. Zwei aufeinanderfolgende Stadien des Ganges einer solchen Präparation sind in meinen Fig.[1] 17 (nur der vordere Teil in Betracht kommend) und

[1] Mit »Fig.« werden in dieser Arbeit die Abbildungen im Text bezeichnet, die nach der Übersicht auf S. 408 leicht aufzufinden sind; die Abkürzung »Taf.« bedeutet stets einen Hinweis auf die (einzige) Tafelfigur auf Tafel IV dieses Bandes.

4 festgehalten. Schwierig ist immer die Herausnahme des Augenbulbus, um die man aber nicht herum kommt, wenn man die Nerven, die auf der Orbitainnenwand verlaufen, zur Anschauung bringen will (Fig. 8).

Es würde zu weit führen, wollte ich in dieser Weise weiter auf die vielen präparationstechnischen Einzelheiten bzw. Schwierigkeiten zu sprechen kommen; es soll darauf bei Besprechung der verschiedenen Teile des Nervensystems nebenbei eingegangen werden. Nur auf folgendes sei gleich hier noch hingewiesen: Der Anfänger, der sich überhaupt erst einmal einen Überblick verschaffen will, tut gut daran, wenn er sich ein Exemplar seiner bestimmten Form vornimmt und bei diesem das Nervensystem in seiner ganzen Ausdehnung freilegt. Nicht so später, wo es ihm darauf ankommen muß, Neues, d. h. gewöhnlich größere Feinheiten, aufzuspüren. Er wird nun an dem einen Exemplar nur ein kleines Stück des Nervensystems freipräparieren, um sich dann sogleich einem zweiten und dritten Exemplar zuzuwenden, was naturgemäß ohne weiteres von der Reichlichkeit des Materials abhängig ist, und hier dieselbe Präparation zu wiederholen. Auf diese Weise erfolgt eine schnelle und dabei gründliche Einarbeitung auf einen begrenzten Teil des Nervensystems. Man wird damit mehr Aussicht auf Erfolg haben, als wenn man bei jedem einzelnen Exemplar erst wieder das System in seiner ganzen Ausdehnung durchpräpariert.

Wenden wir uns von der Erörterung der Präparationsmethoden zur Besprechung der Art und Weise, in der ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen hier mitzuteilen und mit denen früherer Autoren in Vergleich zu bringen gedenke. Der Gang meiner Darstellung wird im allgemeinen der sein, daß ich zunächst immer meine eignen Befunde über einen bestimmten Teil des Nervensystems wiedergebe und darnach zur Besprechung der darüber in der Literatur sich findenden Angaben übergehe, und zwar meist in chronologischer Reihenfolge. Wenn aus bestimmten Gründen vereinzelt auch der umgekehrte Weg eingeschlagen wird, so ist dadurch vielleicht zugleich eine gewisse Einförmigkeit der Darstellung vermieden.

Durch kürzere oder, wo nötig, längere Zitate wird sich an besonders wichtigen Punkten der Gefahr entgehen lassen, daß durch schwülstige Umschreibung doch nicht die richtige Vorstellung von dem erzeugt wird, was dem betreffenden Autor gerade vorschwebt. Daß ich mir wichtig erscheinende Stellen aus Posselts (1890) Arbeit, deren dänisch abgefaßter Text mir durch den liebenswürdigen Beistand des Herrn Mogk-Leipzig verständlich wurde, nicht im Urtext anführe,

sondern in deutscher Übersetzung, deren Güte ich allerdings mit einiger Nachsicht zu beurteilen bitte, dürfte im Interesse der Leser liegen.

Was weiterhin die bildliche Darstellung anbelangt, so möchte vielleicht die geringe Zahl der Abbildungen von *Ommatostrephes* auffallen. Der Grund hierfür liegt einesteils darin, daß mir von dieser Form nicht so reichlich wie von den andern Material zur Verfügung stand, andernteils und hauptsächlich aber in der weitgehenden Übereinstimmung mit *Stenoteuthis*, wodurch sich mehrfach eine besondere Abbildung für *Ommatostrephes* erübrigte. Die große Übereinstimmung aller drei untersuchten Formen bezüglich des centralen Nervensystems ließ übrigens auch nur eine große Übersichtszeichnung (Taf. IV) nötig erscheinen. Demgemäß soll sich auch meine Beschreibung dieses centralen Teiles des Nervensystems stets auf alle drei Formen zugleich beziehen. Abweichungen bei der einen oder andern Form in diesem oder jenem Punkte werde ich immer besonders erwähnen. Nur beim System des Nervus visceralis und beim Magenganglion habe ich, sowohl was den Text als die Abbildungen anbelangt, eine in bestimmter Weise getrennte Darstellung für angezeigt gehalten.

Die ganglionären Centren und ihre Commissuren.

Das centrale Nervensystem der drei untersuchten Formen setzt sich aus den bekannten vier Centren zusammen, nämlich dem Cerebral-, Visceral-, Pedal- und Brachialganglion. Hierzu kommen noch die beiden Schlundganglien = Ganglion buccale superius und inferius und das Magenganglion = Ganglion gastricum. Wenn Chun (1910) bei *Chiroteuthis imperator* die langgestreckte Form des centralen Nervensystems als einen der Untersuchung günstigen Umstand hervorhebt, so dürften die vorliegenden drei Formen darin nur wenig zurückstehen. Auch hier sind die einzelnen Ganglien so deutlich gegeneinander abgegrenzt, daß keine besondere Schwierigkeit besteht, die aus ihnen austretenden Nerven, von einigen wenigen abgesehen, ihrem Ursprungsorte nach zu bestimmen.

Ganglion cerebrale.

Das Hirnganglion (Fig. 1, 4 u. Taf. IV *g.cer.*) liegt als einziges der vier großen centralen Ganglien über dem Schlundrohr. Chuns Beschreibung dieses Ganglions bei *Chiroteuthis* (1910, S. 266) könnte beinahe wörtlich übernommen werden.

Auch bei meinen Formen ist das Hirnganglion »birnförmig« ge-

staltet und mit einer seine höchste Erhebung bildenden »Kuppe« versehen, die durch eine leichte mediane Furche zweigeteilt ist. Folgen wir beim G. cerebrale der Bezeichnungsweise, wie sie HILLIG (1912) in Anlehnung an DIETL (1878) anwendet, so geben wir dieser Kuppe den Namen Scheitellappen = Lobus verticalis (Fig. 1 u. Taf. IV *lob.vert.*). Nach vorn schließt sich hieran ein »kegelförmiger Abschnitt« an, dessen vorderer Teil kugelig ist und vorn die Commissuren nach Oberschlund- und Brachialganglion entsendet. Wir bezeichnen diesen vorderen Teil

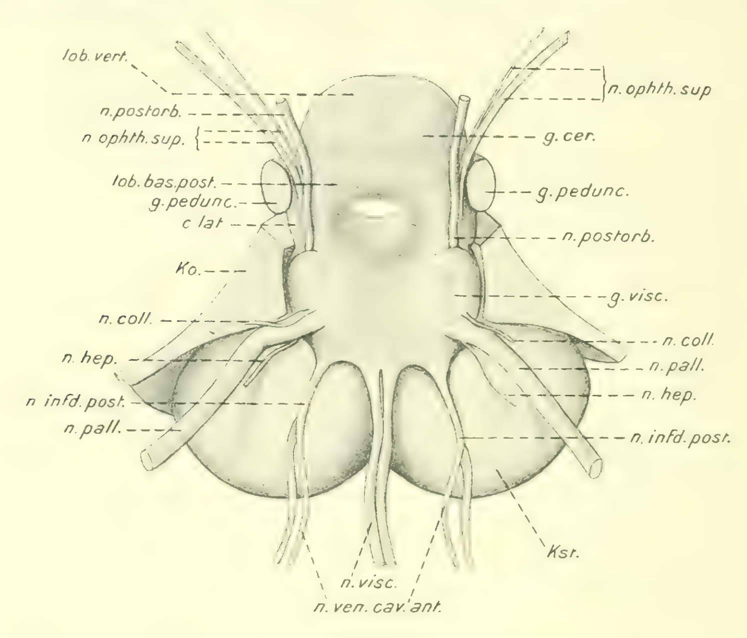


Fig. 1.

Das Gehirn von *Illex illecebrosus*, von hinten gesehen. Der Orbitaknorpel ist quer durchschnitten, der Statocystenknorpel ist unversehrt gelassen. Vergr. etwa $2^1/_2$: 1.

des kegelförmigen Abschnittes nach DIETL-HILLIG als unteren Frontallappen = Lobus frontalis inferior (Taf. IV *lob.front.inf.*). Der hintere Teil des kegelförmigen Abschnittes, der sich »eng der zweigeteilten Kuppe anschmiegt« (CHUN) und der sowohl nach vorn gegen den Lobus frontalis inferior als nach hinten gegen den Lobus verticalis durch eine Querfurche abgegrenzt ist, zerfällt durch eine in Höhe des Unterrandes der Kuppe laufende horizontale Furche selber wieder in zwei Abschnitte, nämlich in einen oberen Teil = Lobus frontalis superior (Taf. IV *lob.front.sup.*) und in einen unteren = Lobus basalis anterior oder vorderer Basallappen (Taf. IV *lob.bas.ant.*). Genau unter der Kuppe liegt ein

ungeteilter, »steil abfallender Abschnitt« (Chun), unter dem das Schlundrohr hinwegzieht. Wir nennen ihn den hinteren Basallappen = Lobus basalis posterior (Fig. 1 u. Taf. IV *lob.bas.post.*). Seitlich geht er ebenso wie der hintere Teil des Lobus basalis anterior in die außerordentlich breite und starke Commissur über, die das G. cerebrale mit dem G. pedale verbindet, die wir daher als Cerebropedalcommissur oder als Commissura lateralis (Fig. 1 u. Taf. IV *c.lat.*) bezeichnen. Ihr sitzt der gewaltige Stamm des Nervus opticus auf, dessen breit ovaler Querschnitt auf den Abbildungen (Fig. 8 u. Taf. IV *n.opt.*, auch Fig. 14) sofort ins Auge fällt.

Hancock beschreibt die einzelnen Abschnitte des G. cerebrale nur oberflächlich. Er kennt übrigens den Namen Ganglion cerebrale gar nicht, sondern spricht (Hancock 1852, S. 3) von »optic ganglions«, die miteinander verschmolzen sind, hinten abgerundet und vorgewölbt, nach vorn in einen stumpfen Vorsprung ausgezogen. Kann man hieraus ganz gut auf etwas unsren verschiedenen Loben Ähnliches schließen, so ist davon freilich auf Hancocks Abbildungen (pl. I, fig. 3; pl. II, fig. 1, 2, 3) so gut wie nichts zu sehen; allenfalls erkennt man die mediane Furche der Kuppe, deren er auch Erwähnung tut als »a slight depression« (S. 3), woran zur Genüge die bilaterale Bildung dieses Ganglions zu erkennen sei.

Posselt (1890, S. 328) schreibt von einem Cerebralganglion, »das gebildet ist durch Verschmelzung von zwei Seitenteilen und das die Form eines Herzens hat, mit der Spitze nach vorn«.

Auch Appellöf (1890, S. 6; Fig. 15 *g.c.* auf Pl. IV) nennt bei *Chaunoteuthis* das Cerebralganglion herzförmig. Er beschreibt auch näher die einzelnen Abschnitte des Gehirns. Danach findet sich bei *Chaunoteuthis* ein deutlicher vorderer Lobus, wohl unserm Lobus frontalis inferior gleichzusetzen, und nach hinten anschließend ein unserm Lobus frontalis superior entsprechender Teil, und endlich auch ein Scheitellappen. Dieser ist vom vorhergehenden Abschnitt durch eine ziemlich undeutliche Furche getrennt, die als »der hintersten Impression des Myopsidengehirns homolog« betrachtet wird. Eine besondere Bildung von *Chaunoteuthis* ist dagegen »eine scharf markierte Querfurche« des unserm Lobus verticalis entsprechenden Gehirnteils. Appellöf findet sie auch bei *Onychoteuthis*. Über die Form des Gehirnganglions wird noch bemerkt, daß sein Hinterrand bei zwei *Onychoteuthis*-Arten »cristaförmig erhöht war« (S. 7), bei *Chaunoteuthis* dagegen abgerundet. Bei letzterer Form ist überdies nach der beigegebenen Figur (Pl. IV, Fig. 15) der Hinterrand des Scheitellappens

in der Mitte stark eingekerbt, was noch schärfer ausgeprägt ist bei *Veranya*. Aus der zugehörigen Figur (Appellöf 1889, Fig. 21) ersieht man, daß hier offenbar in bezug auf die Gehirnabschnitte etwas abweichende Verhältnisse vorliegen, auf die einzugehen hier zu weit führen würde; es sei daher auf die Darstellung Appellöfs (1889, S. 14 u. 15) verwiesen. Auf den von Appellöf selbst so bezeichneten »eigentümlichen Anhang«, den er am Cerebralganglion von *Chaunoteuthis* und *Onychoteuthis* feststellt (1890, S. 7; Pl. IV, Fig. 15*d*), möchte ich hiermit auch nur aufmerksam machen.

Die große Ähnlichkeit der Chunschen Darstellung für *Chiroteuthis* mit den hier vorliegenden Verhältnissen des G. cerebrale wurde bereits eingangs betont. Chun unterscheidet zwar nicht einzelne Lobi mit besonderen Namen, aber man könnte die hier angewandte Benennungsweise wohl ebenso bei *Chiroteuthis* durchführen (vgl. Chun 1910, Taf. XLI, Fig. 5 *g.cer.*).

Für *Sepia* (Hillig 1912) möchte ich nur bemerken, daß die einzelnen Teile des G. cerebrale viel weniger auseinander gezogen erscheinen; sie haben sich dort gewissermaßen in den Schutz des mächtigen Lobus verticalis begeben, werden von ihm zu einem guten Teile überlagert (vgl. Hillig, Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 und Taf. XXXIV, Fig. 9 *g.cer.*).

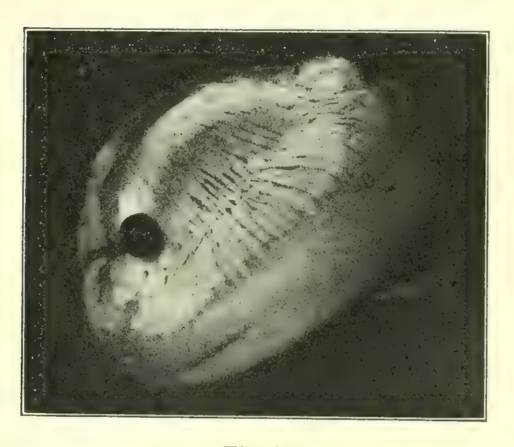


Fig. 2.
Linkes Augenganglion (G. opticum) von *Ommatostrephes sagittatus*, von oben innen gesehen; das Ganglion ist (mittels einer Nadel) vom Bulbus weg (nach innen) geklappt, um die Kreuzung der oberen und unteren Retinafasern zu zeigen (vgl. Text S. 311). Phot. Vergr. etwa $1^1/_2$: 1.

Pelseneer bringt zwei Gehirnzeichnungen, die eine (1888, S. 736, Fig. *A*) von einem *Ommatostrephes* ohne Speciesangabe, die andre (1899, Taf. XXI, Fig. 183) von *Ommatostrephes pteropus*. Leider geht er auf sie im Text nur wenig ein. Die erstere Abbildung zeigt ein außerordentlich langgestrecktes, flaches Cerebralganglion (Fig. *A*, *a*), bei der andern fällt auf einesteils die Verlagerung des gesamten G. cerebrale, gegenüber dem G. pedale, nach vorn, andernteils der vordere Steilabfall der Ganglionkuppe, des Lobus verticalis.

Weiss (1888, S. 81) macht bei *Doratopsis vermicularis* auf zwei

rötliche Punkte (= two reddish spots) auf der Dorsalseite der Cerebralmasse aufmerksam, deren Natur ihm vollkommen fremd ist.

Dem Lobus basalis posterior des Cerebralganglions sitzt seitlich, am dorsalen Hinterrande des Opticusquerschnittes, über den hier übrigens die schon erwähnte breite Cerebropedalcommissur nach hinten zu noch hervorragt (Taf. IV *c.lat.*), das Ganglion pedunculi auf. Es ist bei *Illex* ansehnlicher und länglich-kantiger (Fig. 1 *g.pedunc.*) als bei den beiden andern Formen, wo es mehr rundlich-kugelig erscheint (Taf. IV *g.pedunc.*). So stellt es auch HANCOCK (1852, S. 8) dar, nämlich als »a small round ganglionic enlargement« (pl. I, fig. 3; pl. II, fig. 1, 2, 3 *l*).

POSSELT tut seiner nur eben Erwähnung. APPELLÖF beschreibt diese Ganglien sowohl für *Veranya* (1889, S. 15; Fig. 21 *g.ol.*) als für *Chaunoteuthis* und *Onychoteuthis* (1890, S. 7; Pl. IV, Fig. 15 *g.o.*).

CHUN (1910, S. 269) betrachtet bei *Chiroteuthis* eine leichte Anschwellung an der Ursprungsstelle des Nervus olfactorius als G. pedunculi bzw. olfactorium. Ein G. pedunculi besitzt auch *Sepia officinalis* (HILLIG 1912, S. 755; Tafelfig. 7, 8, 9 *g.pedunc*). Beim N. olfactorius werden wir übrigens auf dieses sogenannte »Geruchsganglion« nochmals zurückkommen (s. S. 311).

Die vom Ganglion cerebrale ausgehenden Commissuren wurden bereits nebenher erwähnt; es sind, um sie nochmals zusammenzufassen, folgende drei:

1) Commissura cerebro-pedalis oder lateralis (Fig. 1 u. Taf. IV *c.lat.*).
2) Commissura cerebro-buccalis (Fig. 4, 19 u. Taf. IV *c.cer.bucc.*).
3) Commissura cerebro-brachialis (Fig. 3 u. Taf. IV *c.cer.brach.*).

Auf die Lateralcommissur gehen wir beim G. pedale (S. 300), auf die beiden andern beim G. brachiale (S. 304) noch genauer ein, die Cerebrobuccalcommissur wird uns außerdem auch beim G. buccale superius (S. 307) beschäftigen.

CHUN findet bei *Chiroteuthis imperator* noch eine weitere Commissur, die vom Vorderabschnitt des G. cerebrale ausgeht und zur Dorsalfläche des G. pedale hinzieht (1910, S. 266; Taf. XLI, Fig. 5). Sie gibt auch einen Nerven, N. flabellaris (S. 270), ab. Ich habe Ähnliches bei meinen drei Formen nicht beobachtet.

Ganglion pedale.

Das Fußganglion (Taf. IV *g.ped.*) ist das mittlere der drei großen ventral vom Schlundrohr gelegenen Ganglien. Es liegt genau unter dem G. cerebrale und hat ungefähr dieselbe Länge, ohne ihm vielleicht

an Inhalt ganz gleichzukommen. Seine Gestalt ist elliptisch-eiförmig, letzteres insofern, als es vorn etwas schmäler ist als hinten.

Diese selbe Gestalt gibt Hancock seiner »medial suboesophageal mass« (pl. I, fig. 1, 2, 3 *b*).

Als »eine etwas abgeflachte, langgestreckte, durch eine Längsfurche zweigeteilte Ganglienmasse« beschreibt Posselt (1890, S. 328) das Pedalganglion. Appellöf hebt bei Veranya (1889, S. 16) »eine Andeutung zur Zweiteilung des Ganglions« in Form einer »rinnenförmigen Vertiefung« im hinteren Teil seiner Ventralseite hervor, eine Angabe, die ich für meine Formen nur bestätigen kann. Für *Chaunoteuthis* wird keine Besonderheit des G. pedale angeführt (1890, S. 8). Einen sehr ansehnlichen und wohlgerundeten Eindruck macht das Pedalganglion auf Pelseneers Tafelzeichnung (1899, Taf. XXI, Fig. 183 *XII*), seine Textfigur (1888, S. 736, Fig. *A*, *C*) zeigt es reichlich weit nach vorn verlagert.

Bei *Chiroteuthis imperator* ist es unserm G. pedale sehr ähnlich (Chun 1910, S. 266; Taf. XLI, Fig. 5 *g.ped.*). Über das Pedalganglion von *Sepia* (Hillig 1912, S. 749; Taf. XXXIII, Fig. 8 *g.ped.*) ist nichts Besonderes zu bemerken.

Bezüglich der Verbindung des G. pedale mit dem G. cerebrale, der schon erwähnten Cerebropedal- oder Lateralcommissur (Fig. 1 u. Taf. IV *c.lat.*), spricht Hancock (1852, S. 3) ganz zutreffend von: »a broad nervous collar, which closely embraces the oesophagus«.

Bei Posselt und Appellöf vermissen wir eine Erwähnung dieser wichtigen Commissur.

Pelseneers schon mehrfach erwähnte Textfigur weist eine außerordentlich breite Verbindung zwischen oberen und unteren Hirnganglien auf, während das Verhalten von *Ommatostrephes pteropus* an *Chiroteuthis imperator* erinnert. Hier nennt sie Chun (1910, S. 266) »nicht gerade sehr breit ausgebildet«, und über ihren Verlauf heißt es, daß sie »bandförmig schräg nach hinten unter dem Sehnerv« verstreiche (Taf. XLI, Fig. 4 *c.cer.ped.*). Ich möchte demgegenüber für meine drei Formen nochmals die große Breite dieser Commissur hervorheben, die dadurch, wie gesagt, den Opticusquerschnitt nach hinten noch überragt (Taf. IV *c.lat.*).

Bei *Sepia officinalis* ist die Commissura lateralis verhältnismäßig sogar noch breiter (Hillig 1912, Taf. XXXIII, Fig. 8 *c.lat.*).

Mit dem G. brachiale wird vom G. pedale aus die Verbindung hergestellt durch die unpaare, von Chun zuerst so benannte »Brückencommissur« oder Commissura brachiopedalis (Fig. 14; 3 u. Taf. IV

c.brach.ped.), in die das Pedalganglion an seinem Vorderende fast unmerklich übergeht.

Hancock (pl. I, fig. 1, 2, 3 *c*; pl. II, fig. 2 *b*) zeichnet sie wesentlich breiter als hoch, und dasselbe Verhalten scheint Pelseneer, zumal in seiner Textfigur (1888, S. 736, Fig. *A g*), kennzeichnen zu wollen. Dagegen steht die Brückencommissur von *Chiroteuthis* in ihrer Gestalt derjenigen meiner drei Formen recht nahe, wo ich sie immer stark

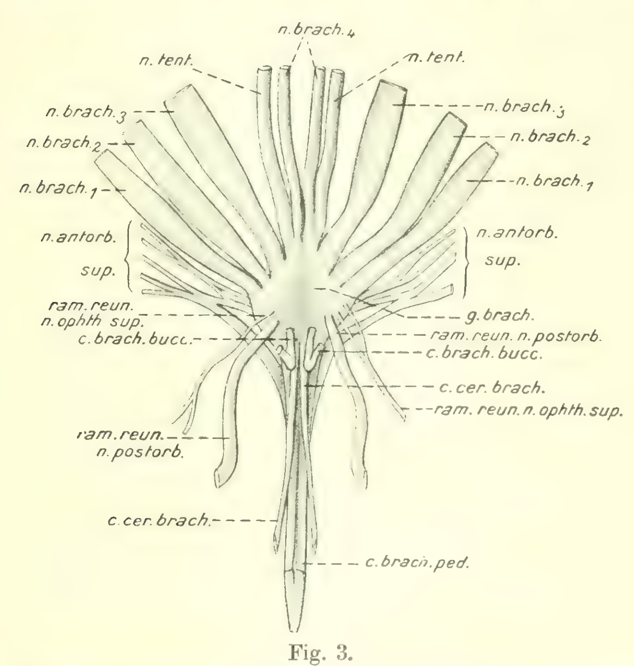


Fig. 3.

Das Ganglion brachiale von *Stenoteuthis Bartrami*, dorsai; es soll vor allem der Ursprung der Commissuren vom Hinterrande des Ganglions gezeigt werden. Vergr. etwa $1^2/_3 : 1$.

seitlich zusammengedrückt fand, dabei aber doch oben noch ein wenig breiter als unten. Meine Fig. 3 zeigt den Querschnitt dieser Commissur (*c.brach.ped.*) demgemäß als ein sehr spitzwinkliges gleichschenkliges Dreieck, dessen (stumpfe) Spitze ventral gerichtet ist.

Bei Besprechung der Armnerven (S. 368) werden wir Veranlassung haben, nochmals auf die Brückencommissur zurückzukommen.

Ganglion viscerale.

Das Visceralganglion (Fig. 1 u. Taf. IV *g.visc.*) grenzt unmittelbar mit seiner Vorderfläche an die Hinterfläche des G. pedale an, von der es aber nur den oberen Teil einnimmt, da sein vertikaler Durchmesser

bedeutend kleiner ist als der des Pedalganglions. In den beinahe rechten Winkel, den infolgedessen die Ventralfläche des Visceralganglions mit dem unteren Teile der Hinterfläche des Pedalganglions bildet, schieben sich die beiden statischen Organe mit ihren dicken Knorpelwänden ein, deren dorsaler Fläche also das G. viscerale mit seiner Unterseite aufliegt.

Diese eben gekennzeichnete Lagebeziehung der beiden Ganglien (vgl. Taf. IV) finde ich sonst nur noch bei *Ommatostrephes pteropus* von

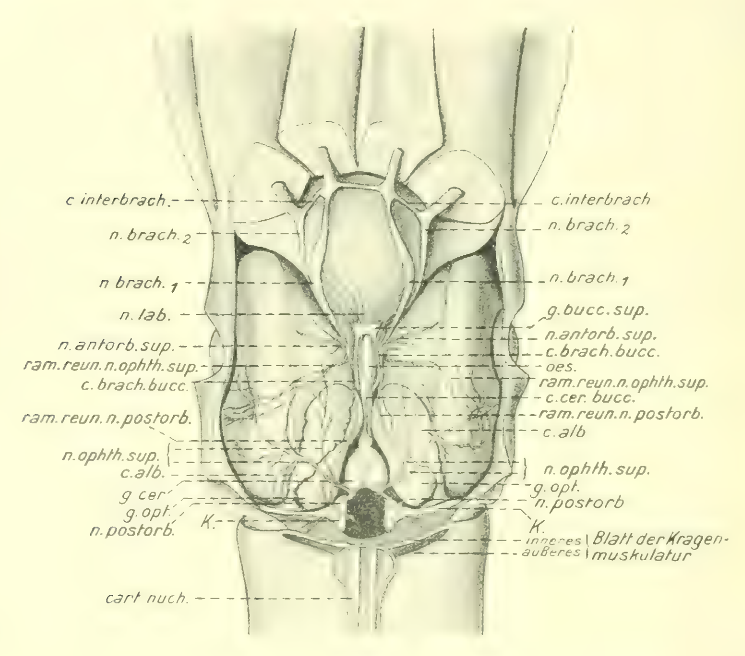


Fig. 4.

Präparat von *Ommatostrephes sagittatus*, dorsal. Das Gehirn samt den den Augenbulben und dem Schlundkopf dorsal aufliegenden Nerven ist freigelegt. Wenig über natürl. Größe.

Pelseneer zum Ausdruck gebracht (1899, Taf. XXI, Fig. 183). Hancock zeichnet Visceral- und Pedalganglion mit ihrer Unterfläche vollständig in einer Ebene liegend (pl. I, fig. 3), ebenso Chun (1910, Taf. XLI, Fig. 5) und Hillig (1912, Taf. XXXIII, Fig. 8).

Das G. viscerale ist das breiteste (Fig. 1 *g.ped.*), zugleich aber auch das kürzeste (Taf. IV *g.ped.*) aller Hirnganglien. Es macht dadurch einen sehr massigen Eindruck und erinnert an ein viereckiges Kissen, das namentlich seitlich dick aufgepolstert ist. Seine Dorsalfläche weist eine sanfte, muldenförmige Einsenkung auf (vgl. Fig. 1), worin die Organe verlaufen, die das Hirn durchsetzen, also der Oesophagus,

die Arteria pharyngea und der Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen.

Eine Zusammensetzung des Ganglions aus drei Teilen wird von Hancock und Posselt sowohl als von Chun beobachtet. Posselt gibt diesen Teilen keine besonderen Namen; Chun schlägt für die paarigen Seitenteile den Namen Pallialganglion vor, während sie Hancock als »branchial ganglions« (S. 7) bezeichnet. Zu letzterem etwas befremdlichen Namen veranlassen Hancock Homologie-Beziehungen zu niederen Mollusken. Die unpaare mittlere Masse des Visceralganglions wird von Hancock wie von Chun als G. viscerale im engeren Sinne aufgeführt. Ich habe bei meinen Formen eine solche Dreiteilung höchstens in dem geringen Grade beobachten können, wie es Appellöf (1890, S. 9) für *Chaunoteuthis* angibt: »Der hinterste Abschnitt der subösophagealen Ganglienmasse (= G. viscerale, d. V.) zeigt an der Rückenseite eine Andeutung zu Zerteilung in drei verschiedene Partien, nämlich zwei Randzonen und eine mittlere Partie. Aus den beiden Seitenpartien entspringen die beiden Mantelnerven . . . Die genannten Seitenteile scheinen mir nichts andres als die Wurzeln der Mantelnerven zu sein. Die Teilung erstreckt sich nämlich nicht durch das ganze Ganglion, ist nur auf der Oberseite bemerkbar und gerade von den oberen Ecken gehen die Mantelnerven aus; soweit ich habe finden können, setzen sich die Nerven in den genannten Seitenpartien fort.« Zu einer besonderen namentlichen Unterscheidung dreier Teile des Ganglions sehe ich mich ebensowenig wie dieser Autor veranlaßt.

Was endlich eine Verbindung des Eingeweide- oder Visceralganglions mit dem Hirnganglion (G. cerebrale) anbelangt, so finden sich darüber Angaben verschiedener Art. Hancock vermutet (S. 7) eine Verschmelzung der seitlichen Teile des Visceralganglions mit der Commissura lateralis. Posselt bedauert ausdrücklich (S. 329), darüber keine Aufklärung geben zu können. Chun endlich findet (S. 267) bei einem Exemplar, daß »an den Seitenwandungen des G. viscerale ein nicht sehr scharf sich absetzender Tractus zum G. cerebrale hin« zieht. Ich selber habe bei den vielen untersuchten Exemplaren aller drei Formen niemals eine wirkliche Verbindung zwischen dem G. viscerale und dem G. cerebrale nachweisen können. Indessen muß man wohl die Möglichkeit offen lassen, daß, wie Hillig (1912, S. 748) es für *Sepia officinalis* angibt, »die breite Commissura lateralis nach den Außenrändern des G. viscerale ausstrahlt«. Einen endgültigen Entscheid in dieser Frage kann man wohl nur von einer genaueren histologischen Untersuchung erwarten.

Ganglion brachiale.

Das Armganglion (Fig. 3 u. Taf. IV *g.brach.*) hat eine von vorn nach hinten sich verjüngende Gestalt. Es wird von den äußeren breiten Faserzügen der Brückencommissur, die vom G. pedale aus über die Seitenflächen des G. brachiale hinweg direkt zu den Armnerven ziehen, wie von straff ausgespannten Bändern umfaßt gehalten und gleichsam getragen.

Beschrieben findet sich das G. brachiale als »a depressed irregularly circular mass« bei Hancock (S. 2); Brock (1880, S. 225) bemerkt »bei allen Oegopsiden die langgestreckte Form des Ganglion brachiale«; Posselt (S. 327) nennt es flachgedrückt und spatelförmig; Chun (S. 267) vermerkt eine stumpf dreieckige Gestalt dieses Ganglions und eine breite flache Rinne auf seiner Dorsalfläche; Appellöf (1890, S. 8) hebt bei *Chaunoteuthis* eine Teilung des Ganglions in einen vorderen und in einen hinteren Abschnitt hervor. Man gewinnt aus seiner Beschreibung kein klares Bild der vorliegenden Verhältnisse, die sich leider durch eine Zeichnung nicht erläutert finden.

Die Andeutung einer Zweiteilung, und zwar in eine linke und rechte Hälfte, in Verbindung mit flach rinnenförmiger Ausbildung der Dorsalfläche des G. brachiale habe ich stets beobachten können. Meine Fig. 3 sucht beides zum Ausdruck zu bringen.

Ein wichtiges Kapitel bilden beim Brachialganglion die Commissuren, von denen die Brückencommissur ja bereits behandelt wurde (S. 300—301; Fig. 14; 3 u. Taf. IV *c.brach.ped.*).

Von der Mitte des oberen Hinterrandes des G. brachiale entspringen dicht beieinander die beiden Stränge der schon erwähnten Commissura cerebro-brachialis (Fig. 3 u. Taf. IV *c.cer.brach.*). Diese ansehnliche, fast horizontal nach hinten zum G. cerebrale verstreichende Commissur ist bei ihrem Ursprunge vom Brachialganglion vollkommen rundlich, in der Mitte ihres Verlaufs jedoch breit bandförmig gestaltet, um schließlich beim Einmünden in den vordersten kugeligen Abschnitt des G. cerebrale, den wir oben (S. 296) als Lobus frontalis inferior kennen lernten, wiederum eine rundliche Form aufzuweisen. Man darf in der auffälligen bandförmigen Verbreiterung dieser Commissur gerade dort, wo sie zwischen Oesophagus und Augenbulbus hindurch verstreicht, sicherlich eine Art Anpassung an die gedrängten Raumverhältnisse (vgl. Fig. 4) erblicken, eine Erscheinung, auf die insbesondere auch bei den Armnerven noch hinzuweisen sein wird (S. 367).

Hancock und Chun zeichnen die Cerebrobrachialcommissur in

ihrer ganzen Erstreckung gleichmäßig stark (1852, pl. I, fig. 1, 2, 3 *d*; pl. II, fig. 1, 2 *c*; 1910, Taf. XLI, Fig. 5 *c.cer.brach.*), auch bei Posselt oder Appellöf liest man nichts von irgendwelcher Besonderheit dieses Verbindungsstranges.

Ein wenig nach vorn und außen von der Cerebrobrachialcommissur entspringt, ebenfalls jederseits, vom G. brachiale eine weitere kräftige Commissur, die Commissura brachio-buccalis (Fig. 3, 4, 19 u. Taf. IV *c.brach.bucc.*). Typisch für sie ist, daß sie zunächst ein ganz kurzes Stück nach hinten läuft, um dann mit scharfem Knick nach oben umzubiegen (vgl. Fig. 3 *c.brach.bucc.*). In leichtem Bogen zieht sie dann schräg nach vorn oben zum Hinterrande des Oberschlundganglions (Fig. 19). Die Brachiobuccalcommissur ist im Gegensatz zur Cerebrobrachialcommissur in ihrer ganzen Länge ausgesprochen rundlich gestaltet.

In Hancocks Zeichnung (pl. II, fig. 2 *g*) scheint mir ein Versehen vorzuliegen. Es ist da nämlich der Ursprung des rechten Stranges (*g*) der Brachiobuccalcommissur vom G. brachiale nach innen von dem des rechten Cerebrobrachialcommissurstranges (*c*) eingezeichnet, während es sich doch in Wirklichkeit gerade umgekehrt verhält, wie es auf der linken Seite von Hancock auch ganz richtig dargestellt ist.

Die beiden zuletzt beschriebenen Commissuren, die Cerebrobrachial- und die Brachiobuccalcommissur, die Chun (S. 267) übrigens bei *Chiroteuthis* jederseits mit einer gemeinsamen Wurzel vom Brachialganglion entspringen läßt, bilden im Verein mit einer dritten Commissur ein flaches Dreieck. Diese dritte Commissur ist die schon genannte, vom Hirnganglion zum Oberschlundganglion ziehende Cerebrobuccalcommissur (Fig. 4, 19 u. Taf. IV *c.cer.bucc.*), die im Verhältnis zu den beiden andern sehr schwach ist. Sie wird zweckmäßiger erst beim G. buccale superius genauer zu besprechen sein (s. S. 307).

Das eben geschilderte paarig ausgebildete Commissurendreieck findet sich in der Literatur, wenngleich nicht unter diesem Namen, schon seit Hancock angegeben. Seine Gestalt, ob breit auseinandergezogen oder eng zusammengedrängt, hängt insbesondere von dem Lageverhältnis des Oberschlundganglions zu Brachial- und Cerebralganglion ab. Es ist sehr lehrreich, daraufhin einmal die Abbildungen bei Hancock (1852, pl. II, fig. 2), Chéron (1866, Fig. 49 u. 50), Pelseneer (1888, S. 736, Fig. *A*; 1899, pl. XXI, fig. 183), Chun (1910, Taf. XLI, Fig. 5), Hillig (1912, Taf. XXXIII, Fig. 7, 8; Taf. XXXIV, Fig. 9) und endlich auch meine Figur (Taf. IV) vergleichsweise zu betrachten. Alle drei Commissuren finden sich übrigens auch bei Posselt und Appellöf, wenn auch nur im Text, angegeben.

Eine feine Nebencommissur, die CHUN bei *Chiroteuthis imperator* ventral zur Brückencommissur zwischen G. brachiale und pedale verlaufend vorfindet (1910 S. 267; Taf. XLI, Fig. 5), habe ich bei meinen Formen nicht feststellen können; dafür kann ich zwei andere, bisher nicht nachgewiesene Verbindungen namhaft machen, deren Beschreibung hier noch Platz finden soll.

Ein wenig vor und außen seitlich von den Ursprungsstellen der Cerebrobrachial- und der Brachiobuccalcommissur entspringt beiderseits vom G. brachiale ein sehr ansehnlicher, rundlich gestalteter Strang. Er geht in mehrfach gewundenem Verlaufe, allmählich schwächer werdend, nach oben und hinten, um schließlich direkt in den Hauptstamm des Nervus postorbitalis einzumünden. Ich bezeichne ihn daher als Ramus reuniens nervi postorbitalis (Fig. 3, 4, 17 u. Taf. IV *ram.reun.n.postorb.*). Seiner soll beim Postorbitalnerven (S. 317) noch genauer gedacht werden.

Wiederum ein wenig nach außen und vorn von diesem eigenartigen Verbindungsstrang nimmt vom G. brachiale, ebenfalls jederseits, als ein ziemlich dünner Faden, zuweilen mit doppelter Wurzel, seinen Ursprung der entsprechend dem vorigen benannte Ramus reuniens nervi ophthalmici superioris (Fig. 3, 4 u. Taf. IV *ram.reun.n.ophth.sup.*). Er verstreicht zunächst, ganz wie die später (S. 377) zu schildernden Äste der Nervi antorbitales superiores, in die dorsale Pfeilermuskulatur. Dabei teilt er sich, vereinigt sich aber stets wieder zu einem einzigen Strang, wenn auch nur auf eine kurze Strecke. So gelangt er in die dünne, aber sehr feste Muskellage dorsal über dem Augenbulbus. Hier teilt er sich wieder, bildet einige Anastomosen und tritt dann in direkte Verbindung mit den einzelnen Zweigen des feinen Nervengeflechts, das der N. ophthalmicus superior hier bildet.

Ganglion buccale superius.

Das Oberschlundganglion (Fig. 4, 19 u. Taf. IV *g.bucc.sup.*) liegt dorsal dem aus dem Schlundkopf austretenden Oesophagus auf. Es besteht aus einem Paar, wie HANCOCK sich treffend ausdrückt (S. 4) »depressed ganglions«, die in der Mediane miteinander verschmolzen sind »into a transversely elongated mass«, d. h. der Querdurchmesser dieses Ganglions übertrifft bedeutend den Längsdurchmesser. Auf die Verschmelzung aus zwei ursprünglich getrennten Ganglien weist bei meinen Formen eine leichte Ausbuchtung der Mitte des vorderen und hinteren Ganglionrandes hin, die man z. B. bei *Sepia* (HILLIG S. 750, Textfig. 1; Tafelfig. 7, 9 *g.bucc.sup.*) vergeblich sucht.

Über die Lage des Oberschlundganglions gibt HANCOCK im Text nichts an, er zeichnet es aber richtig ein wenig hinter dem Unterschlundganglion liegend (pl. I, fig. 1 *j*, *k*; pl. II, fig. 1 *d*, *e*), eine Lage, die POSSELT (S. 326) besonders erwähnt und die nach HILLIGS Abbildung (Textfig. 1) auch für *Sepia* zutrifft. PELSENEERS Zeichnung (1899, Fig. 183 *III*, *XIII*) weist hingegen eher das umgekehrte Lageverhältnis beider Schlundganglien auf. Was sonstige frühere Angaben betrifft, so gibt APPELLÖF (1889, S. 15) vom Oberschlundganglion von *Veranya* »eine fast rectanguläre Form« an, bei *Chiroteuthis* (S. 267) ist es »ungefähr halbmondförmig gestaltet und vorn leicht concav gebuchtet (Taf. XLI, Fig. 1)«. Einen Hinweis verdient die ungewöhnlich weite Entfernung des Ganglions bei dieser Form vom G. cerebrale, die aber beim Unterschlundganglion sogar noch bedeutend größer ist. Im Gegensatz hierzu zeigt *Sepia* nichts Außergewöhnliches.

Jederseits an der Vorderecke des Seitenrandes entspringt vom Oberschlundganglion die ansehnliche, rundliche Commissur zum Unterschlundganglion, die Commissura buccalis superior inferior (Fig. 19, 20 u. Taf. IV *c.bucc.sup.inf.*). Sie umschließt den Oesophagus, indem sie nach schräg vorn unten am Hinterrande der extrabulbären Speicheldrüsen hin verstreicht, um in das Unterschlundganglion in der Mitte seines Seitenrandes, eher etwas dorsal als ventral, einzumünden.

Links und rechts außen am Hinterrande des Oberschlundganglions entspringt die Commissur nach dem G. brachiale, die als Commissura brachio-buccalis (Fig. 3, 4, 19 u. Taf. IV *c.brach.bucc.*) schon zur Genüge gewürdigt worden ist (S. 305). Sie wird von allen unsern Autoren beschrieben, ohne daß diese Angaben etwas Besonderes enthielten.

Unmittelbar neben der Brachiobuccalcommissur, und zwar medianwärts von ihr, nehmen die zwei bedeutend schwächeren Stränge der Commissur zum G. cerebrale, also der Commissura cerebro-buccalis (Fig. 4, 19 u. Taf. IV *c.cer.bucc.*), ihren Ursprung. Sowohl CHUN (S. 269; Taf. XLI, Fig. 5 *c.cer.b.*) als auch HANCOCK (pl. I, fig. 1, 3 *n*; pl. II, fig. 1 *b* u. 2 *h*) und POSSELT (S. 328) heben hervor, daß die Vereinigung der beiderseitigen Stränge dieser Commissur bereits kurz hinter dem Oberschlundganglion erfolgt. Bei *Ommatostrephes* habe ich die Vereinigung in der Mitte zwischen G. buccale superius und G. cerebrale beobachtet (Fig. 4 *c.cer.bucc.*), bei *Stenoteuthis* und *Illex* indessen immer erst nahe dem Cerebralganglion feststellen können. Das unpaare Stück der Commissur ist also meinen Befunden nach bei den letzteren beiden Formen sehr kurz (Taf. IV *c.cer.bucc.*). Bei allen drei Formen zeigte sich überdies die Commissur bisweilen bei ihrer Einmündung

in den Lobus frontalis inferior des G. cerebrale mehr oder minder seitlich komprimiert, wie das auch Chun für *Chiroteuthis* vermerkt (S. 267).

Hancock spricht von der Cerebrobuccalcommissur als einem »delicate cord«, von dem es weiter heißt, daß er »is composed of two filaments which soon diverge« (S. 5—6). Dieses »soon« steht allerdings etwas in Widerspruch mit seinen Zeichnungen (pl. I, fig. 3 *u*; pl. II, fig. 1 *b*, 2 *h*), wo die Spaltung erst kurz vor dem Oberschlundganglion eintritt und zudem von einer Zusammensetzung des unpaaren Stückes dieser Commissur aus zwei Fäden nichts zu bemerken ist.

Nach Appellöf entspringt die Cerebrobuccalcommissur bei *Veranya* und bei *Chaunoteuthis* gleich vom G. cerebrale aus deutlich paarig (1889, S. 15, Fig. 21, 1; 1890, S. 6, Pl. IV, Fig. 15, 1), ein Verhalten, wie es ausgesprochenermaßen auch *Sepia* zukommt (Hillig 1912, Taf. XXXIII, Fig. 7 *c.cer.bucc.*).

Ganglion buccale inferius.

Das Unterschlundganglion (Fig. 20 u. Taf. IV *g.bucc.inf.*) liegt ventral am Oesophagus, etwas weiter nach vorn als das Oberschlundganglion, in dem Winkel, der vom Schlundkopf selbst und dem aus ihm hervorkommenden, ein wenig schräg nach unten hinten verstreichenden Oesophagus gebildet wird. Es ist weniger breit, dafür aber etwas länger und im ganzen genommen bedeutend massiger als das Oberschlundganglion, dies vor allem wegen seines beträchtlicheren Tiefendurchmessers. Noch deutlicher als das G. buccale superius zeigt es gewöhnlich seine Zweigangliennatur, wozu allerdings viel der Umstand beitragen mag, daß längs mitten über das Ganglion hinweg die Arteria pharyngea verstreicht und dabei eine tiefe Furche in der ventralen Ganglionfläche eingräbt. Bei *Chaunoteuthis* ist nach Appellöf (1890, S. 7) das Unterschlundganglion sogar »durch zwei Längsfurchen, welche durch Zweige der Aorta cephalica bewirkt sind, in drei fast gleich große Abteilungen zerlegt«.

Die Lage des Ganglions »im Winkel zwischen Oesophagus und Mundmasse« (Appellöf 1890, S. 7) wird von verschiedenen Autoren hervorgehoben. Bei *Chiroteuthis imperator*, auf dessen abweichende Verhältnisse wir schon mehrmals zu sprechen kamen, wird es nur als »der hinteren Ventralfläche des Schlundkopfes« anliegend beschrieben (S. 268). *Sepia officinalis* zeigt ein durchaus normales Verhalten; es mag höchstens an die auffallend regelmäßig rechteckige Form des Unterschlundganglions (Hillig S. 752, Textfig. 3) erinnert sein.

Die jederseits in der Mitte des Seitenrandes, ein wenig dorsal,

vom G. buccale inferius abgehende Commissur nach dem Oberschlundganglion wurde bei diesem (S. 307) bereits besprochen mit Ausnahme der Angaben in der Literatur, was hier noch nachgetragen sei.

Hancock zeichnet sie durchaus richtig (pl. I, fig. 1 *l*), ohne eine nähere Beschreibung zu geben. Posselt begnügt sich mit ihrer bloßen Erwähnung (S. 327), während Appellöf sie als eine »ziemlich dicke Commissur« (1889, S. 15) und als »dicke Stämme« (1890, S. 7) verzeichnet. Bei *Chiroteuthis* erreicht sie infolge der »halsartigen Verlängerung des Vorderkopfes« (S. 268) eine extreme Länge (Taf. XLI, Fig. 5 *ab.s.i.*). *Sepia* zeigt, abgesehen vielleicht von der deutlich ventralen Einmündung der Commissura buccalis superior inferior ins Unterschlundganglion (Hillig, S. 752, Textfig. 3 *c.bucc.sup.inf.*), keinerlei Besonderheit.

Das periphere Nervensystem.

Nerven des Ganglion cerebrale.

1. Nervus opticus.

Der mächtige Stamm des Sehnerven (Fig. 8 u. Taf. IV *n.opt.*) wurzelt im Lobus basalis anterior und posterior des Cerebralganglions (Taf. IV *lob.bas.ant.* u. *post.*). Er ist außerordentlich kurz und geht fast unvermittelt in das Augenganglion = Ganglion opticum (Fig. 2; 4 *g.opt.*) über. Sein breit ovaler Querschnitt verdeckt die Lateralcommissur bis auf einen schmalen hinteren Streifen vollständig (Taf. IV *c.lat.*). Daß das G. opticum doppelt so groß ist wie das G. cerebrale (Fig. 4 *g.opt*, *g.cer.*), entspricht der gewaltigen Entwicklung der Augen, deren riesige Bulben die auffällige Kürze des Opticusstammes mit bedingen.

Die beiden Augenganglien liegen der oberen hinteren Innenfläche der Bulben als rundliche gebogene Wülste an (Fig. 4 *g.opt.*) Sie befinden sich dabei höher als das G. cerebrale und nehmen sich infolgedessen wie schützende Wälle zu beiden Seiten des Hirnganglions aus, vor dessen vorderstem Abschnitt sie sich fast berühren, während sie hinten ziemlich weit voneinander abstehen; die beiden Ganglia optica divergieren also nach hinten zu. Dorsal wird das Augenganglion zu einem gut Teil vom sogenannten weißen Körper bedeckt, der sich übrigens bei *Illex* und *Ommatostrephes* besser entwickelt findet als bei *Stenoteuthis*, wo er von sehr lockerem, leicht auseinanderbröckelnden Gewebe gebildet wird.

Hancock zeichnet den N. opticus verhältnismäßig sehr lang,

außerdem breit flachgedrückt, so daß sein Querschnitt ausgesprochen länglich oval ausfällt (pl. I, fig. 2, 3 *k*; pl. II, fig. 1, 2, 3 *j*). Dieselbe Querschnittform tritt uns in der Textfigur von PELSENEER (1888, S. 736, Fig. *A d*) entgegen, während sie für *Ommatostrephes pteropus* bedeutend breiter angegeben ist (1899, pl. XXI, fig. 183 *V*). Bei *Chiroteuthis* zeichnet CHUN einen stumpf dreieckigen Opticusquerschnitt (Taf. XLI, Fig. 5 *n.opt.*), bei *Sepia* ist er vollkommen kreisrund (HILLIG 1912, Taf. XXIII, Fig. 8 *n.opt.*).

Ich kann demgegenüber nur nochmals auf den breitovalen Querschnitt bei meinen drei Formen hinweisen (s. Taf. IV *n.opt.*).

APPELLÖF erwähnt den N. opticus nicht unter diesem Namen, sondern als den »zwischen den beiden Ganglia optica verlaufenden dicken Nervenstamm« (1889, S. 15) und als »die das Gehirn und die Augenganglien verbindende Commissur« (1890, S. 7).

Was weiterhin die Opticusganglien anlangt, so kommen sie bei HANCOCK infolge der langgestreckten Nervi optici in beträchtliche Entfernung voneinander, außerdem werden sie nach hinten konvergierend gezeichnet (pl. II, fig. 3 *k*). Bei *Chiroteuthis* dagegen wird, wie bei meinen Formen, das G. opticum, das hier »abgeplattet und stumpf dreieckig« (CHUN, S. 269) gestaltet ist und das G. cerebrale um das Zweieinhalbfache an Länge übertrifft, mit seinem Gegenüber nach »vorn bis fast zur Berührung« konvergierend gefunden. Ein Konvergieren der beiden Augenganglien (nach vorn) erhellt auch deutlich aus APPELLÖFS Figur für *Veranya* (1889, Fig. 21 *g.o.*), weniger aus der für *Chaunoteuthis* (1890, Pl. IV, Fig. 15 *g.opt.*). Ohne weiteres ersieht man aber aus beiden Abbildungen die auch hier gewaltige Entwicklung der Opticusganglien gegenüber dem G. cerebrale.

Daß HANCOCK unter »optic ganglions« (S. 3) nicht unsre Ganglia optica, sondern das G. cerebrale versteht, wurde schon gesagt. Die Augenganglien beschreibt er vielmehr als »a thick fold (pl. II, figs. 1, 2 *k*) of ganglionic matter« (S. 3), wovon der Sehnerv bei seiner Annäherung an die Hinterwand des Auges umgeben werde. Ähnlich drückt sich POSSELT aus (S. 328).

Der weiße Körper ähnelt bei *Chiroteuthis* (Taf. XLIII, Fig. 3 *c.alb.*) in hohem Grade demjenigen meiner drei Formen (Fig. 4 *c.alb.*). HILLIG schreibt (S. 744) von einem weißen Körper, »der wie ein Polster das G. cerebrale umschließt« und »der vor allem das Augenganglion auch auf der Ventralseite umgibt«. Bei den übrigen hier in Betracht kommenden Autoren vermissen wir eine Angabe über dieses Gebilde.

Zum Schluß sei erwähnt, daß HILLIG des näheren auf das G. opticum

von *Sepia* eingeht, auf dessen eigenartige äußere Gestaltung hier nebenher aufmerksam gemacht sei (HILLIG, Taf. XXXIII, Fig. 7; Taf. XXXIV, Fig. 9 *g.opt.*). Ich habe mich mit den diesbezüglichen Verhältnissen meiner Formen nicht so eingehend befaßt. Hinweisen möchte ich nur auf die Retinafasern meiner Photographie (Fig. 2), die sich, wie bei *Sepia*, »wie die Finger gefalteter Hände durchkreuzen« (HILLIG, S. 758).

2. Nervus olfactorius.

Der Geruchsnerv (Fig. 8 u. Taf. IV *n.olf.*) entspringt am ventralen Hinterrande des N. opticus als ein schwacher rundlicher Nerv. Bei einigen Exemplaren lag seine Ursprungsstelle ausnehmend hoch am Opticusquerschnitt, kurz unterhalb des Ganglion pedunculi ([G. olfactorium] Fig. 1, 8 *g.pedunc.*), von dem bereits die Rede war (S. 299).

Ob der Geruchsnerv zu diesem sogenannten Geruchsganglion wirklich in Beziehung steht, kann ich selber nicht entscheiden, da ich Schnittserien nicht angefertigt habe und dies wohl der einzige Weg ist, auf dem diese Frage zu lösen ist. Ich möchte da auf frühere Autoren verweisen, von denen sich JATTA (1887) besonders ausführlich auf diesen Punkt einläßt. Außer ihm sind noch ZERNOFF (1869) und WATKINSON (1908) zu nennen. Alle drei Arbeiten finden sich überdies bei HILLIG (S. 760) besprochen. Nach meinen makroskopischen Befunden — wenn man auf solche überhaupt ein Recht, hierüber zu urteilen, gründen darf — erscheint mir JATTAS Darstellung am zutreffendsten, für den auch POSSELT (S. 328) Partei ergreift. CHUN nimmt bei *Chiroteuthis* zu dieser Frage keine Stellung; für HANCOCK und APPELLÖF erledigt sie sich damit, daß sie einen N. olfactorius überhaupt nicht feststellen. Erwähnen möchte ich, worauf auch CHUN (1911, S. 19) hinweist, daß das G. pedunculi auch als Erregungscentrum der Chromatophoren nachgewiesen worden ist (KLEMENSIEVICZ 1878, S. 38).

Der Geruchsnerv (Fig. 8 u. Taf. IV *n.olf.*) läuft nach seinem Ursprunge gerade nach unten und tritt zusammen mit dem später (S. 319) zu beschreibenden Nervus oculomotorius posterior in die Orbita ein. Beide Nerven durchdringen dabei den Knorpel nicht, sondern streichen über den Rand des Orbitaknorpels hinweg, der von unten her bogenförmig den starken Opticusstamm umgreift. In der Orbita angelangt, legt sich der N. olfactorius sogleich dem Hinterrande des N. oculomotorius posterior an. Mit diesem Nerven äußerlich durch Bindegewebe leicht verbunden, was ZERNOFF (1869) schon genau ebenso für *Sepia* beschreibt, und mit ihm zusammen der knorpeligen Orbitawand dicht

anliegend, verstreicht der Geruchsnerv bis auf die Mitte des hinteren ventralen Augenmuskels. In diesen tritt der N. oculomotorius posterior innervierend ein, während ihn der N. olfactorius ohne jede Verzweigung einfach durchsetzt und unter seiner Außenhälfte quer hinwegläuft (vgl. Fig. 8 *n.olf.* und $mu._2$), um dicht bei seinem Außenrande die knorpelige seitlich-ventrale Orbitawand samt der übrigen Körperwandung nach außen zu durchdringen und in die Geruchsgrube einzu-

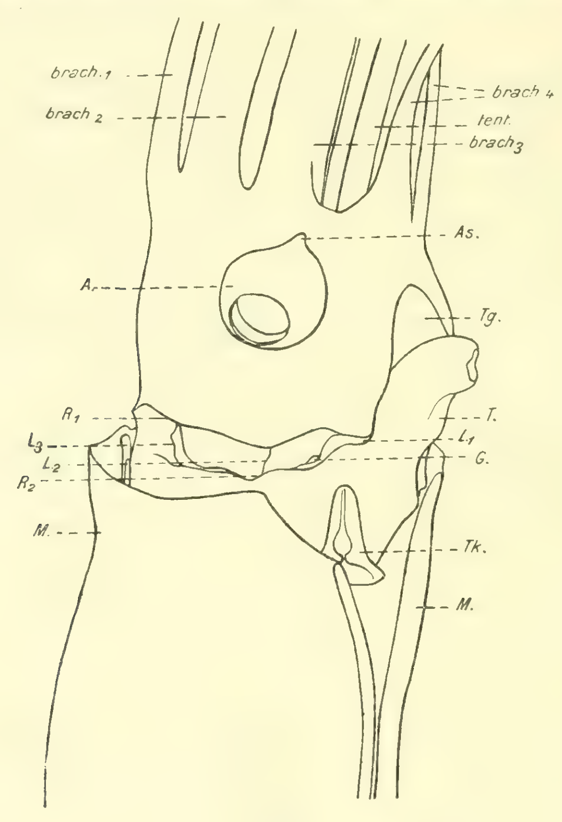


Fig. 5.

Vorderer Mantel-, Hals- und Kopfabschnitt von *Illex illecebrosus*, rechte Seite. Vergr. etwa $1^2/_3 : 1$.

treten. Diese ist äußerlich ohne Mühe im hinteren Winkel der ersten (ventralen) Halslängsfalte ($L._1$) wahrzunehmen (Fig. 5 *G.*).

Daß Hancock und Appellöf keinen Geruchsnerven, wohl aber »Geruchsganglien« beschreiben und abbilden, wurde schon angeführt. Hancock hat überdies nach Geruchsorganen, und zwar in der Nähe des Auges, gesucht, freilich, wie er selbst berichtet (S. 8 u. 9), ohne

Erfolg. POSSELT gibt (S. 328 u. 329) eine ausführliche Darstellung vom Verlaufe des N. olfactorius, die mit der meinigen recht gut zusammenstimmt. Die Lage der Geruchsgrube gibt er richtig als »an der untersten der drei Falten am Halse« an. Die beiden andern, parallel zu dieser verlaufenden, aber seitlicher gelegenen »Hautkiele« vermutet er ebenfalls als im Dienste des Geruchssinnes stehend. Er fährt auf sie bezüglich fort (S. 329): »Sie werden auf jeden Fall von Nerven versorgt, die ungefähr denselben Verlauf haben, nur etwas höher in der Augenhöhle, wie der eigentliche N. olfactorius. Ihren Ursprung konnte ich indessen nicht ermitteln«. Ich vermute nach dieser Beschreibung, und durch einen Blick auf meine Fig. 8 wird man in dieser Annahme bestärkt, daß POSSELT hier die beiden Bänder des Nervus ophthalmicus inferior beobachtet hat. Man könnte auch an den Ramus orbitalis der bei den Nerven des G. pedale zu schildernden Nervi retractoris capitis lateralis denken (Fig. 8 *ram.orb.n.retr.cap.lat.*) und auf ihn POSSELTS Angabe »etwas höher in der Augenhöhle wie der eigentliche N. olfactorius« beziehen. Indessen scheint mir erstere Annahme besser begründet, vor allem im Hinblick auf das Verbreitungsgebiet der Zweige des N. ophthalmicus inferior (Fig. 8 *n.ophth.inf.*), die, wie die spätere Beschreibung (S. 326) dartun wird, zwar nicht direkt in die Längsfalten des Halses (Fig. 5, 17 $L._1$, $L._2$, $L._3$), aber doch ganz in deren Nähe verstreichen.

Bei *Chiroteuthis* zeigt der N. olfactorius nach CHUNS Darstellung mehrere Abweichungen von dem Verhalten meiner drei Formen. Die schon erwähnte Anschwellung am Ursprunge des N. olfactorius, die CHUN als G. olfactorium deutet, glaube ich in einigen Fällen in der schwachen Andeutung, wie sie in der Zeichnung (Taf. IV) wiedergegeben ist, wahrgenommen zu haben. Eine Abgabe zweier sich gabelnder Äste, die bei *Chiroteuthis* »im Unterhautbindegewebe zur Muskulatur des hinteren Orbitalrandes verstreichen«, überhaupt irgendwelche Verzweigung des N. olfactorius, habe ich, so sehr ich gerade hierauf achtgab, nie beobachten können. Bestätigen kann ich aber CHUNS Angabe, daß der N. olfactorius, nachdem er den Schädelknorpel durchsetzt hat, »bis zu seiner Endigung im Geruchstuberkel merklich anschwillt« (S. 269), ja ich kann hinzufügen, daß er schon während seines Verlaufs in der Orbita ein wenig stärker ist als bei seinem Ursprunge; das ist auch in meinen Abbildungen (Fig. 8 u. Taf. IV *n.olf.*) zu erkennen. Bei *Sepia* ist er nach HILLIGS Abbildung (Taf. XXXIII, Fig. 8) gerade umgekehrt an der Wurzel stärker als gegen die Geruchsgrube hin; im übrigen liegen aber ganz entsprechende Verhältnisse vor.

Kurz möchte ich noch auf die hierher gehörigen Angaben von Weiss (1888) eingehen, die bereits Watkinson (1908) einer Würdigung unterzogen hat. Uns interessiert hier allerdings weniger die Form des Geruchsorganes, auf die sich Watkinson spezieller einläßt, als vielmehr seine Innervierung. Da berichtet denn Weiss (1888, S. 78) für *Chiroteuthis Veranyi* von einem kleinen Ganglion an der verbreiterten Basis der löffelartigen Geruchsorgane, das von einem Nerven vom Cerebralganglion her versorgt zu sein scheine. Bei *Doratopsis vermicularis* (S. 81) vermutet er nur eine Innervation des Geruchsorgans, bei *Histioteuthis Rüppelli* (S. 83) hingegen beobachtet er »a strong nerve« nach den hier zipfelförmigen Geruchsorganen. Auch bei *Tracheloteuthis Behnii* (S. 86) und bei *Veranya sicula* (S. 88) wird, und zwar von der »main cerebral mass« aus, ein Nerv nach dem Geruchssinnesorgan festgestellt.

3. Nervus ophthalmicus superior.

Der Nervus opthalmicus superior (Fig. 14; 1, 4 u. Taf. IV *n.ophth.sup.*) ist derjenige Nerv, den man nach Abheben des dorsalen Schädelknorpels zuerst bemerkt. Nicht leicht ist es, seine einzelnen Zweige, die in die verschiedenen Hüllen des Auges eindringen, unversehrt freizupräparieren.

Dieser dorsale Augennerv also entspringt vom hinteren, unter der »Kuppe« gelegenen Abschnitt des G. cerebrale, den wir oben als Lobus basalis posterior bezeichnet haben. Er streicht zunächst zwischen der Innenseite des G. pedunculi und der Cerebralmasse nach oben (vgl. Fig. 1), um dann, seitlich betrachtet, regelmäßig am Oberrande dieses sogenannten Geruchsganglions als ein bandförmiger Nerv hervorzutreten. Unmittelbar nach seinem Ursprunge teilt er sich in einen schmalen dünnen vorderen und einen breiten stärkeren hinteren Zweig. Zwischen beiden verstreicht die Arteria ophthalmica.

Der vordere schmälere Zweig (Taf. IV *n.ophth.sup.*[*a*][1]) geht schräg nach vorn außen über das G. opticum und den weißen Körper (*g.opt.*; *c.alb.*) hinweg und verliert sich unter mehrfacher Teilung in einem dem weißen Körper dicht aufliegenden Augenmuskel.

Der hintere breit bandförmige Zweig (*p*) verstreicht in ungefähr derselben Richtung ungeteilt über G. opticum und weißen Körper

[1] Es sei hier bemerkt, daß aus rein äußeren Gründen die Bezeichnungen für die einzelnen Äste des N. opth. sup. (*a*, *p*, p_1 usw.) nur in der Hauptfigur (Taf. IV) eingetragen werden konnten. Nach ihr wird man die entsprechenden Äste dieses Nerven in der Fig. 4 leicht herausfinden können.

hinweg. Am Außenrande des letzteren gibt er kurz hintereinander drei Zweige ab, deren zwei (p_1 und p_2) auf der dorsalen Bulbusfläche nach hinten verstreichen. Der dritte (p_3) konnte bei allen drei Formen ziemlich weit nach vorn verfolgt werden. Er innerviert hier mit mehreren Verzweigungen denselben dorsalen Augenmuskel, den, mehr an der Oberfläche, der schon besprochene schmale vordere Ast des N. ophthalmicus superior (a) innerviert. Gelegentlich wurden dort, wo dieser Zweig (p_3) vom Vorderrande des Hauptastes (p) abgeht, noch zwei oder drei feinere Nervenfäden beobachtet, die sich sogleich im dorsalen Augenmuskel verloren.

Von den beiden nach hinten streichenden Ästen (p_1 u. p_2) des N. ophthalmicus superior entspringt der untere (p_1) am Hinterrande des Hauptastes, und zwar als ziemlich breites Band. Er verschmälert sich aber stets sehr rasch und endigt nach kurzem Verlaufe mit ein paar Verzweigungen in einer weißlichen Hüllschicht des Augenbulbus, die nach vorn zu auch den erwähnten dorsalen Augenmuskel bedeckt.

Der andre hinterwärts verlaufende Ast (p_2) zweigt vom Vorderrande des Hauptastes ab, ein einziges Mal (bei *Stenoteuthis*) zeigte er sich auch deutlich als bloße Abzweigung des Astes p_3. Besonders gut konnte er in seiner ganzen Länge bei einem *Stenoteuthis*-Exemplar verfolgt werden. Er durchsetzt nach seiner Abtrennung vom Hauptstamm (p) zunächst den dorsalen Augenmuskel, läuft dann im Bogen ventral unter dem Hauptast hinweg nach hinten (vgl. Taf. IV), um in dieser Richtung mit ein paar dünnen Fäden in membranösen Hüllen des Bulbus zu endigen. Der Hauptteil dieses Nervenzweiges ändert seine bisherige Richtung, indem er nach außen auf dem Bulbus in fast rechtem Winkel abbiegt, und verstreicht als verhältnismäßig breites Band (p'_2), das an dieser Stelle regelmäßig starke Windungen aufweist, unter der (äußeren) Argenteaschicht, dem Bulbus sehr fest anliegend, bis gegen die Iris hin. Hier teilt sich dieses Band auf und verliert sich beim Eindringen in tiefere Schichten. Ob ein Nebenzweig (p''_2), den es vorher abgibt, zwei Blutgefäße innerviert, die hier, auf der hinteren äußeren Dorsalfläche des Bulbus, bei allen drei Formen in diesen eindringen, konnte nicht mit voller Sicherheit festgestellt werden. Ebenso ist die Innervierung der Arteria ophthalmica durch einen dünnen Nervenfaden (*ao*), der nur bei je einem einzigen Exemplare von *Stenoteuthis* und *Ommatostrephes* zur Beobachtung kam, etwas unsicher.

Wir haben den breiteren hinteren Ast des Nervus ophthalmicus superior (Taf. IV *n.ophth.sup.*[*p*]) dort verlassen, wo er am Außenrande des weißen Körpers die eben ausführlich beschriebenen drei Äste (p_1,

p_2, p_3) abgibt. Von hier aus tritt nun dieser Hauptast (p) in leichtem Bogen nach oben, gerade am Außenrande des dorsalen Augenknorpels, in die unmittelbar dem Augenbulbus aufliegende Muskulatur des Kopfdaches ein, um sich in diesen obersten Schichten, die besonders nach dem Augenlidrand zu in eine dünne, plattenartige Lage von äußerst dichtem Gewebe übergehen, das naturgemäß die Präparation nicht erleichtert, zu einem ganzen Nervengeflecht zu verzweigen. Er ist also derjenige Ast des N. ophthalmicus superior, der den oberflächlichsten Verlauf nimmt. Einzelne Fäden des erwähnten Geflechts gehen nach außen bis zum Augenlidrand, andre verstreichen nach vorn, mehr in die Tiefe, und stellen hier jene schon beim G. brachiale von mir des näheren (S. 306) beschriebene Verbindung mit dem G. brachiale her, die, so merkwürdig sie ist, doch bei allen drei Formen mit aller Deutlichkeit sichergestellt werden konnte (Fig. 3, 4 u. Taf. IV *ram.reun.n.ophth.sup.*).

Auf die Angaben HANCOCKS, die den N. ophthalmicus superior betreffen, möchte ich erst beim N. postorbitalis zu sprechen kommen (S. 319). POSSELT und APPELLÖF erwähnen einen entsprechenden Nerven nicht. CHUN findet bei *Chiroteuthis imperator* den Nervus ophthalmicus superior nicht zweigeteilt, sondern als einen einfachen, ziemlich schwachen Nerven, der dieselbe Ursprungsstelle und im wesentlichen denselben Verlauf hat wie bei unsern drei Formen; auch verstreicht neben ihm die Arteria ophthalmica. Als sein Verbreitungsgebiet wird von CHUN nur ganz allgemein die Dorsalfläche des Augenbulbus genannt. Endlich wird, was ich bei meiner Beschreibung gleich anfangs erwähnte, hervorgehoben, daß man den Nerven »ohne weiteres bemerkt, wenn man die dorsale Decke des Knorpelschädels abpräpariert« (CHUN 1910, S. 269).

Für *Sepia* wird von HILLIG ein vorderer und ein hinterer oberer Augennerv festgestellt (1912, S. 759; Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 und Taf. XXXIV, Fig. 9 *n.ophth.sup.ant.* u. *post.*). Nach seiner Beschreibung dieser Nerven kann man kaum im Zweifel sein, daß nur der N. ophthalmicus superior anterior unserm N. ophthalmicus superior entspricht, wird doch z. B. angegeben, daß zwischen seinen (des N. ophth. sup. ant.) beiden Ästen, in die er sich ganz wie der unsre beim Austritt aus dem Cerebralganglion gabelt, die Arteria ophthalmica verläuft.

Nerven des Ganglion pedale.

4. Nervus postorbitalis.

Dieser Nerv (Fig. 14; 1, 4 u. Taf. IV *n.postorb.*) entspringt von der oberen Hinterecke des G. pedale, wo dieses fast schon in die Commissur

nach dem G. cerebrale, die Commissura lateralis (*c.lat.*), übergeht. Am Hinterrande des G. pedunculi vorbei steigt er als ein starker runder Nerv beinahe kerzengerade, nur ein wenig nach außen und hinten geneigt, in die Höhe, wobei er den dicken Schädelknorpel durchbricht. Auf dessen Dorsalfläche angelangt, teilt er sich in eine Anzahl Zweige auf, die sich annähernd radiär und horizontal ausbreiten. Deren zwei gehen schräg nach hinten und außen in die Muskulatur, die im Bereiche der äußeren Ring- und Längsfalten des Halses (Fig. 5, 17 $R._1$, $R._2$ u. $L._1$, $L._2$, $L._3$) an der Hinterseite des Schädelknorpels ansetzt und dem Musculus retractor capitis lateralis zuzurechnen ist. Dieselbe Muskulatur wird übrigens weiter seitlich (außen) von den noch (S. 329) zu besprechenden Nervi retractoris capitis lateralis (Taf. IV *n.retr.cap.lat.*) innerviert.

Einige kurze Zweige des N. postorbitalis, und zwar bei *Stenoteuthis* gewöhnlich drei, bei *Illex* und *Ommatostrephes* vier bis sechs, verlieren sich in der dem knorpeligen Schädeldach (Fig. 17 *K.*) unmittelbar aufliegenden Muskulatur.

Endlich wird — und das ist das Bemerkenswerteste beim N. postorbitalis — auch noch ein Zweig nach vorn abgegeben, der in gleicher Weise wie jener des N. ophthalmicus superior eine Verbindung mit dem G. brachiale bewirkt. Bei Besprechung dieses Ganglions haben wir ihn bereits als Ramus reuniens nervi postorbitalis kennen gelernt (S. 306; Fig. 3, 4, 17 u. Taf. IV *ram.reun.n.postorb.*). Er wurde bei der von dorsal her erfolgenden Präparation des Gehirns regelmäßig als erster aller Nervenstränge freigelegt, ein Stadium der Präparation, das Fig. 17 in ihrem vorderen Teile veranschaulichen soll. Auf dem Knorpeldach verstreicht dieser Nervenzweig nach vorn, ein wenig nach innen, und zwar bei *Illex* und *Ommatostrephes* gewöhnlich als einfacher Strang (Fig. 6, 17 *ram.reun.n.postorb.*), bei *Stenoteuthis* auf der Innenseite meist noch von einem dünnen Faden begleitet (Fig. 7 *ram.reun.n.postorb.*). Er durchsetzt dann in der Richtung nach vorn unten den Knorpel kurz vor seinem Vorderrande, um allmählich wesentlich an Stärke zunehmend in bogenförmigem Verlaufe das G.brachiale zu erreichen. Die Stelle seiner Einmündung bzw. seines Austritts aus diesem wurde bereits genau beschrieben (S. 306).

Die beiden Rami reunientes sind sicherlich nicht ohne weiteres den Commissuren zwischen den einzelnen Ganglien des Centralnervensystems gleichzusetzen, was ja auch in ihrer andersartigen Benennung zum Ausdruck kommen soll. Beim Ramus reuniens nervi postorbitalis sei insbesondere noch hervorgehoben, daß von diesem Nervenstrang,

vor allem bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis*, während des Verlaufes auf dem Knorpel des Schädeldaches längere (Fig. 6) oder kürzere Fäden (Fig. 7) an die umliegende Muskulatur abgegeben werden.

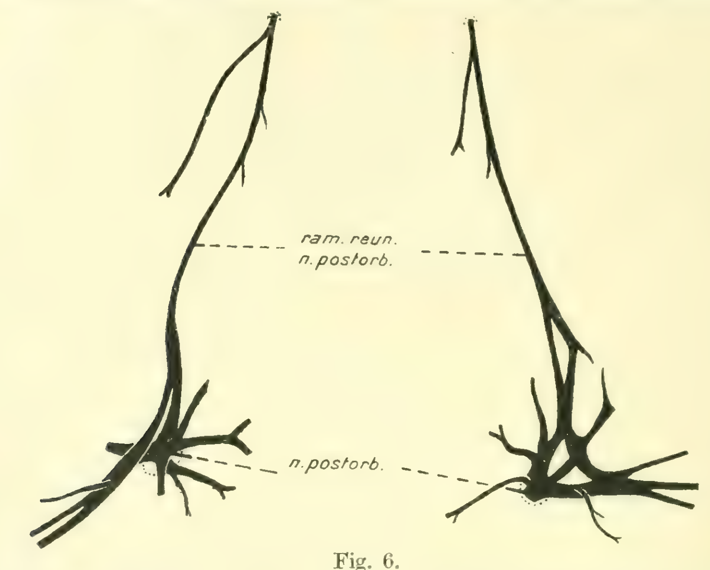


Fig. 6.

Die auf dem Knorpelschädel laufenden Zweige des Nervus postorbitalis von *Ommatostrephes sagittatus* (vgl. die in Fig. 17 für *Illex*). Vergr. etwa 2 : 1.

Chun (1910, S. 269) stellt bei *Chiroteuthis* zwei Nervi postorbitales fest, deren Ursprung er ins G. cerebrale verlegt und als deren Verbreitungsgebiet er »die Muskulatur, welche dem dorsalen Schädel und dem Augendach aufliegt«, bezeichnet. Bei einem älteren Exemplar beobachtet er deutlich den Austritt dieser Nerven »aus der Unterfläche des Hirnes«, und bei einem dritten, jüngeren Exemplar findet er ihren Ursprung auf der Grenze zwischen G. cerebrale und G. viscerale. Diesem letzteren Verhalten kommt das hier beobachtete außerordentlich nahe (vgl. Fig. 1 u. Taf. IV).

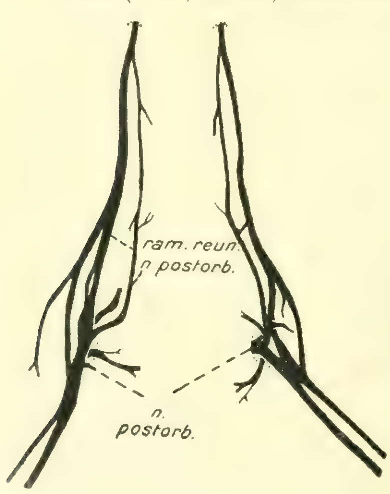


Fig. 7.

Die auf dem Knorpelschädel laufenden Zweige des Nervus postorbitalis von *Stenoteuthis Bartrami*. Vergr. etwa 2 : 1.

Von Appellöf oder Posselt wird eines N. postorbitalis nicht

Erwähnung getan; auch HANCOCK beschreibt keinen Nerven dieses Namens, wohl aber, was hier nachgetragen sei, zwei Nerven, die gleich unserm N. ophthalmicus superior beim G. pedunculi aus dem G. cerebrale entspringen. CHUN vermutet, daß der eine unserm N. ophthalmicus superior, der andre dem N. postorbitalis entspreche. Nach den Zeichnungen, auf denen HANCOCK diese Nerven angibt (pl. I, fig. 1, 3 *v*; pl. II, fig. 1, 3 *m*), will es mir scheinen, als dürfe man keinen von beiden dem N. postorbitalis gleichsetzen, sondern als seien es die beiden Äste des N. ophthalmicus superior. Leider fehlt bei HANCOCK jegliche Angabe, aus der man den Verlauf der Arteria ophthalmica zwischen beiden Nerven erschließen könnte. Das Vorhandensein dieses Gefäßes zwischen ihnen würde meines Erachtens sehr zugunsten der von mir geäußerten Vermutung sprechen. Aber es wird von HANCOCK nur gesagt, daß die Nerven »go to the skin of the head above and behind« (S. 8). Dieses »behind« könnte man auf die Zweige des N. postorbitalis zum Musculus retractor capitis lateralis deuten, hält es doch schwer anzunehmen, daß ein Forscher von der Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit HANCOCKs einen so beträchtlichen Nerven wie den Postorbitalis vollkommen übersehen haben sollte. Eine eindeutige Auslegung der HANCOCKschen Angabe dürfte jedenfalls kaum möglich sein.

Um schließlich noch kurz HILLIGS Befunde zu streifen, so ist vor allem wichtig, daß er den N. postorbitalis als Nerven des G. cerebrale anführt. Jedoch im Verlaufe und im Verbreitungsgebiet dieses Nerven bei *Sepia* herrscht nach HILLIGS Beschreibung, worin Nerv samt Verzweigungen treffend mit einem Bäumchen (vgl. meine Tafelfig. *n.postorb.*!) verglichen werden, alle nur wünschenswerte Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei meinen drei Formen. Dabei sehe ich freilich ab von der Verbindung zum G. brachiale, die HILLIG beim N. postorbitalis ebensowenig wie bei seinen Nervi ophthalmici superiores hat nachweisen können.

Wenn dieser Autor darauf aufmerksam macht, daß der Ursprung des N. postorbitalis bei *Sepia* nach innen, bei *Chiroteuthis* hingegen nach außen von der Ursprungsstelle des N. ophthalmicus superior gelegen ist, so möchte ich bemerken, daß sich in diesem Punkte *Stenoteuthis* (Taf. IV) wie *Chiroteuthis*, *Illex* und *Ommatostrephes* (Fig. 1 u. 4) aber wie *Sepia* zu verhalten scheinen.

5. Nervus oculomotorius posterior.

Dieser von Anfang bis Ende bandförmige Nerv (Fig. 8 u. Taf. IV *n.oculom.post.*) entspringt aus dem G. pedale etwa in der Mitte des

Opticusunterrandes. Als zunächst noch verhältnismäßig schmaler Nerv verstreicht er gleich dem nahen N. olfactorius über den Knorpelrand der Orbita hinweg. Beide Nerven durchsetzen also, wie hier nochmals betont sei, den Schädelknorpel nicht, sondern benutzen zum Eintritt in die Orbita die große Durchtrittsöffnung des gewaltigen Opticusstammes (vgl. Fig. 8). In seinem weiteren Verlaufe verstreicht der N. oculomotorius posterior, der sich nun wesentlich verbreitert und mit dem N. olfactorius zusammen der ventralen Knorpelwand der Orbita eng anliegt, bis zum Innenrand des hinteren ventralen Augenmuskels. In diesen tritt er unter auffälliger weiterer Verbreiterung inneriverend ein, gerade dort, wo dieser beträchtliche Augenmuskel (Fig. 8 $mu._2$) bogenförmig am Knorpel ansetzt.

Der N. oculomotorius posterior tritt bei allen drei untersuchten Formen gleichermaßen als recht ansehnlicher Nerv auf. Hancock, Appellöf und Posselt erwähnen diesen oder einen ähnlichen Nerven nicht. Auf die diesbezüglichen Angaben Chuns und Hilligs soll erst beim vorderen ventralen Augenmuskelnerven = N. oculomotorius anterior eingegangen werden.

6. Nervus oculomotorius anterior.

Dieser von der vorderen Ventralecke des G. pedale gleich ziemlich breit bandförmig entspringende Nerv (Fig. 8 u. Taf. IV *n.oculom.ant.*) spaltet sich unmittelbar nach seinem Ursprunge in zwei Bänder, von denen das hintere, stets schmalere der beiden, einen vorderen ventralen Augenmuskel innerviert. Beim Eintritt in diesen Muskel (Fig. 8 $mu._1$), der an Größe hinter dem vom N. oculomotorius posterior versorgten zurücksteht, zeigt das Nervenband ganz ähnlich wie der hintere Augenmuskelnerv eine starke Verbreiterung (Fig. 8) oder auch eine Aufteilung in einzelne Bänder (Taf. IV).

Der vordere breit bandförmige Strang des N. oculomotorius anterior verstreicht zur vorderen Ventralfläche des Augenbulbus, um diese unter mehrfacher Aufspaltung in Einzelbänder zu innervieren.

Von den älteren Autoren wird ein entsprechender Nerv nicht erwähnt. Chun beschreibt bei *Chiroteuthis* nur einen einzigen N. oculomotorius, der »zu einem kleinen, an die innere Ventralfläche des Augenbulbus herantretenden Muskel verstreicht« (S. 270). Diese Angabe paßt genau auf das hintere schmälere Band unsres N. oculomotorius anterior; auf dessen breites vorderes Band aber kann man ohne Mühe das beziehen, was über den N. ophthalmicus inferior von *Chiroteuthis imperator* gesagt ist: »Er entspringt vom vorderen Unterrand des G.

pedale und zieht breit bandförmig zur Ventralfläche des Augenbulbus, um diese zu innervieren.« N. oculomotorius und N. ophthalmicus inferior von *Chiroteuthis* entsprechen also zusammen dem N. oculomotorius anterior unsrer drei Formen.

Zwischen diesen und *Sepia* bestehen sehr einfache Beziehungen, indem von Hillig für den Myopsiden ein N. oculomotorius anterior (S. 781) und ein N. oculomotorius posterior (S. 779) festgestellt werden,

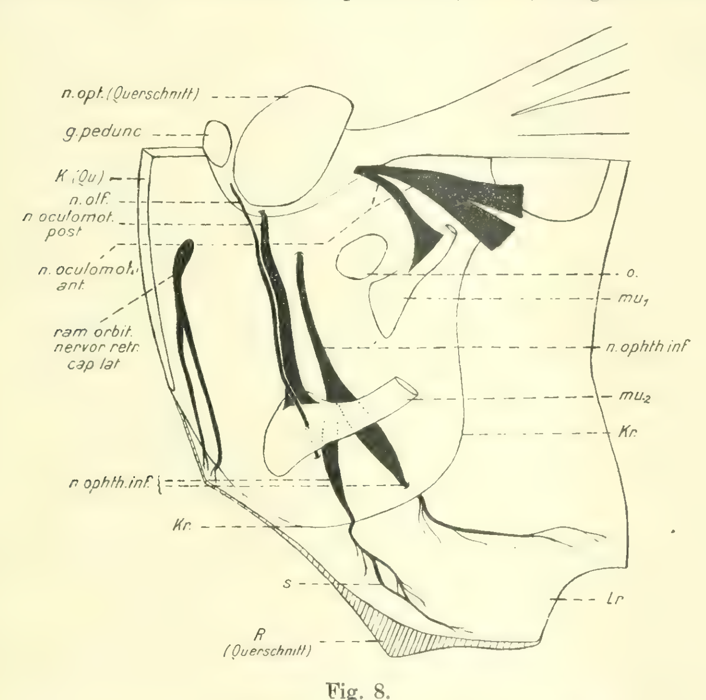


Fig. 8.

Ventrale rechte Orbita von *Stenoteuthis Bartrami* mit den darin verlaufenden Nerven. Vergr. etwa 2 : 1.

die den beiden ventralen Augenmuskelnerven unsrer Oegopsiden ganz und gar entsprechen. Höchstens vermissen wir beim N. oculomotorius anterior von *Sepia* eine Innervierung der ventralen Bulbusfläche, die doch bei unsern Formen von diesem Nerven außer derjenigen des vorderen ventralen Augenmuskels bewirkt wird.

Schwieriger ist die Entscheidung der Frage, welcher Nerv von *Chiroteuthis* dem N. oculomotorius posterior von *Sepia* bzw. dem unsrer oegopsiden Formen entspricht. Hillig meint (S. 780), daß ihm die zwei sich gabelnden Äste, die nach Chun (S. 269) bei *Chiroteuthis* vom N. olfactorius nach hinten abgegeben werden, um »im

Unterhautbindegewebe zur Muskulatur des hinteren Orbitalrandes« zu verlaufen — es war von ihnen bereits beim N. olfactorius (S. 313) die Rede — daß diese Nervenäste von *Chiroteuthis* dem N. oculomotorius posterior homolog seien. Die Tatsache, daß sie an keinen Augenmuskel, sondern an gewöhnliche Orbitalmuskulatur verstreichen, steht ja wohl ihrer Homologisierung mit einem typischen Augenmuskelnerven der andern Formen nicht hindernd im Wege. Auf eine Schwierigkeit bei der Annahme Hilligs möchte ich mir aber doch kurz hinzuweisen gestatten. Der hintere Oculomotorius verläuft nach Hilligs eigner Abbildung (Taf. XXXIII, Fig. 8) dem Vorderrande des N. olfactorius eng angelegt, also auf jeden Fall noch vor diesem Nerven, während die erwähnten Äste bei *Chiroteuthis* vom N. olfactorius aus sich deutlich nach hinten wenden. Vielleicht kann man aber diese Verschiedenheit durch die veränderten Lagebeziehungen erklären, wie sie bei *Chiroteuthis* durch die »Streckung des gesamten vorderen Körpers« (S. 166) bewirkt werden, ein Umstand, den wir auch beim Trichternerven zur Erklärung der abweichenden Verhältnisse bei *Chiroteuthis* werden in Betracht ziehen müssen. Endlich könnte man einwerfen, daß doch nach Chuns Zeichnung (Taf. XLI, Fig. 5) der N. oculomotorius denselben Augenmuskel innerviert, unter dem der N. olfactorius hinwegstreicht. Nun gehe aber nach meinen Befunden der Geruchsnerv unter dem vom N. oculomotorius posterior versorgten Augenmuskel hinweg (vgl. Fig. 8), folglich müsse unserm N. oculomotorius posterior der N. oculomotorius von *Chiroteuthis* entsprechen.

Demgegenüber habe ich außer der Tatsache, daß auch Hillig den N. oculomotorius von *Chiroteuthis* seinem N. oculomotorius anterior gleichsetzt, folgendes anzuführen. Der Ursprung des N. oculomotorius ist bei *Chiroteuthis* weit nach vorn, ganz in die Nähe des N. ophthalmicus inferior verlagert, also des Nerven, der unzweifelhaft dem vorderen breiten Bande unsers N. oculomotorius anterior entspricht. Ferner verläuft der Oculomotorius von *Chiroteuthis* vollkommen getrennt vom N. olfactorius, dessen enges Zusammenverlaufen mit dem hinteren Augenmuskelnerven aber sowohl für *Sepia* als für meine drei Formen durchaus typisch ist. So ergibt sich denn, was ich indirekt bereits oben (S. 321) ausgesprochen habe, daß der N. oculomotorius von *Chiroteuthis* keinesfalls dem N. oculomotorius posterior unsrer Formen oder von *Sepia* gleichzusetzen ist. Ob letzterem, wie Hillig es vermutet und wie ich es nicht für ausgeschlossen halte, die erwähnten Äste des N. olfactorius homolog sind, bleibe dahingestellt.

7. Nervus infundibuli anterior.

Der große oder vordere Trichternerv (Fig. 14; 9 u. Taf. IV *n.infd.ant.*) nimmt als der ansehnlichste aller vom G. pedale entspringenden Nerven an dessen hinterem Ventralrande seinen Ursprung. Er durchsetzt sofort den Schädelknorpel und gibt von seiner Außenseite, nahe dem Vorderrande, den später (S. 326) zu beschreibenden N. ophthalmicus inferior (Fig. 8 u. Taf. IV *n.ophth.inf.*) ab. Wenig unterhalb dieses Nerven zweigen vom Trichternerven drei bandförmig breite, dabei sehr dünne Nerven ab, die in dieser Form an die allerdings noch breiteren Bänder des N. oculomotorius anterior (S. 320) erinnern. Auf diese drei Nervenbänder, die als Rami laterales nervi infundibuli anterioris (Fig. 8 u. Taf. IV *ram.lat.n.infd.ant.*) bezeichnet seien, trifft man bei allen drei Formen nach Wegnahme der ventralen knorpeligen Orbitawand. Der vorderste von ihnen, der auf Tafel IV allein seiner ganzen Länge nach eingezeichnet ist, löst sich ein wenig höher als die beiden andern vom Trichternerven los. Er verstreicht am Hinterrande des Vena cava-Blindsackes vorbei, weiter an der Außenseite der ventralen knorpeligen Orbitawand hin und über den Musculus adductor infundibuli superior außen hinweg bis zu der Stelle der ventralen Orbitawand, wo deren Knorpel nach vorn zu in muskulöse Schichten übergeht. In diesen verliert er sich, und zwar bei allen drei Formen mit Zweiteilung. Die beiden andern, die hinteren bandförmigen Nerven, verstreichen, zugleich die obersten Schichten der dorsal-seitlichen Trichterwand innervierend, in gerader Richtung hinüber zu dem Muskel, der über dem Vorderrande des Trichterknorpels (Fig. 9 *Tkv.*) ansetzt und zum Seitenrande der Trichtergrube (Fig. 5 *Tg.*) heraufzieht, also wohl den Adductoren des Trichters zuzurechnen ist. Seine Stärke ersieht man aus der Fig. 9 (bei *Tkv.*), wo er auf der rechten Seite unversehrt, auf der linken wegpräpariert zu denken ist. Übrigens beschreibt Brock (1880, S. 200) diesen selben Muskel, wie ich annehme, als *Ommatostrephes* eigentümlich. Ihn also innervieren unter mehrfacher Aufteilung die erwähnten beiden Nerven; bei *Stenoteuthis* wurden einmal auch drei beobachtet (siehe Fig. 9 *ram.lat.n.infd.ant.*).

Kurz unterhalb der eben beschriebenen bandförmigen Rami laterales gibt der große Trichternerv von seinem Hinterrande einen rundlichen, ziemlich schwachen Nerven (s. Fig. 9 linke Seite) ab. Zwischen ihm und dem Hauptstamm verläuft ein größeres Blutgefäß zum Trichter. Der schwächere Ast entsendet schräg nach hinten mehrere Zweige, die sich auf der Mitte der seitlichen Trichterwand, also zwischen den

Verzweigungen des Haupttrichternerven und denen des noch (S. 364) zu schildernden N. infundibuli posterior, verteilen (vgl. Fig. 9).

Der Hauptstamm des N. infundibuli anterior dringt hinter der Ansatzstelle des Musculus adductor infundibuli superior oberflächlich in die Trichterwandung ein und teilt sich sogleich in zwei starke

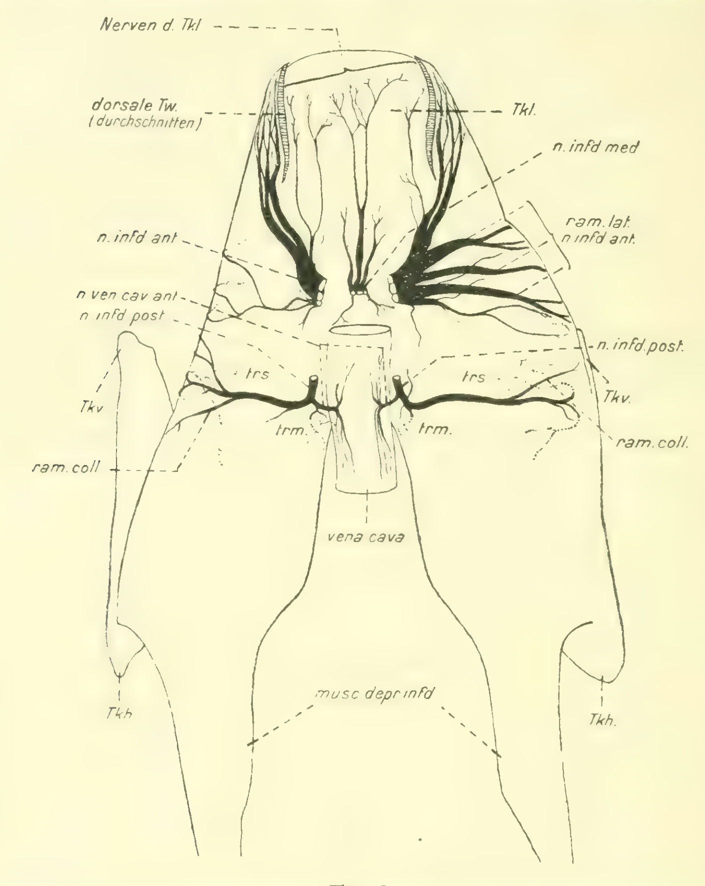


Fig. 9.
Dorsalfläche des Trichters von *Stenoteuthis Bartrami* mit Nerven, insbesondere auch denen der Trichterklappe. Vergr. etwa 2 : 1.

Äste, die sich wiederum gabeln. So verstreichen bei allen drei Formen auf der vorderen seitlichen Trichterwand drei bis vier ansehnliche Nervenäste, die ein jeder zahlreiche Zweige abgeben und viele Anastomosen miteinander bilden. Das ergibt ein richtiges Nervengeflecht, das mit seinen Ausläufern auch die vordersten ventralen und dorsalen Teile der Trichterwandung versorgt, welch letztere sich bei den kon-

servierten Exemplaren, insbesondere von *Illex*, immer kuppenartig nach unten (ventral) gebogen zeigten (Fig. 5 *T.*).

Nicht innerviert wird von diesem Geflecht des Haupttrichternerven die Trichterklappe, die bei allen drei Formen in der (vorderen) Trichteröffnung stets deutlich zu sehen ist. Ihre Innervierung übernimmt der N. infundibuli medianus, dessen Beschreibung unten (S. 325) folgt.

Appellöf kommt auf eine Innervation des Trichters gar nicht zu sprechen. Hancock und Posselt erwähnen lediglich den Ursprung des Trichternerven aus dem Pedalganglion und seine strahlenförmige Ausbreitung auf dem Trichter.

Stark abweichende Verhältnisse, die zum Teil bedingt sind durch die außergewöhnliche Streckung des Halsabschnittes dieser Species, zeigt *Chiroteuthis imperator.* Der Trichter, der bei unsern Formen mit der Mitte seiner Dorsalfläche etwa gerade unter dem G. pedale liegt (Fig. 14), kommt infolgedessen bei *Chiroteuthis* bedeutend weiter nach hinten zu liegen. So läuft denn auch der Trichternerv nicht in leichtem Bogen nach vorn (vgl. meine Fig. 9, 14 u. Taf. IV), sondern gerade umgekehrt nach hinten (Chun 1910, Taf. XLI, Fig. 5 *n.inf.*). Den bei *Chiroteuthis* vorhandenen »stärkeren Ast zur ventralen Kopfpfeilermuskulatur« kann man vielleicht unserm vordersten Ramus lateralis nervi infundibuli anterioris gleichsetzen. Chun findet außerdem an den Blindsack der Vena cava und an den M. adductor infundibuli herantretende Äste des Trichternerven, ferner einen rückläufigen Ast, welcher die Schenkel der Vena cava und einen andern, welcher die Vena cava selber innerviert. Endlich wird hier auch der M. collaris vom Trichternerven aus versorgt. Man sieht, daß der N. infundibuli von *Chiroteuthis* außerordentlich »vielseitig« ist. Es liegt der Gedanke nahe, daß er — ich habe da vor allem die Innervierung der Vena cava im Auge — den hier fehlenden N. infundibuli posterior mit vertritt.

Ganz im Gegensatz zu *Chiroteuthis* müssen wir das Verhalten von *Sepia* bezüglich des N. infundibuli anterior als im großen und ganzen mit demjenigen unsrer Formen übereinstimmend bezeichnen.

8. Nervus infundibuli medianus.

Der mittlere Trichternerv (Fig. 9 u. Taf. IV *n.infd.med.*) entspringt, wie schon sein Name andeuten soll, mitten zwischen den beiden Haupttrichternerven von der hinteren Ventralfläche des Ganglion pedale als ein unpaarer Strang. Er beschreibt von seiner Wurzel aus, allmählich an Stärke zunehmend, einen leichten Bogen nach vorn, um

dann gerade nach unten zur dorsalen Trichterwand zu ziehen. Hier erfolgt bei allen drei Formen Aufteilung in fünf Zweige (Fig. 9 *n.infd.med.*).

Zwei sehr feine kurze Fäden gehen nach hinten in einen auf der Mitte der dorsalen Trichterwand verstreichenden Muskelzug, der sich rückwärts auch noch unter der Vena cava hinzieht. Zwei andre, stärkere Fäden, die am weitesten bei *Illex* verfolgt werden konnten, verlieren sich nach vorn zu in demselben muskulösen Zuge, der sich hier verbreitert und schließlich in die breite dorsale vorderste Trichterwandung übergeht, auf deren bei den konservierten Exemplaren kuppenartige Wölbung schon hingewiesen wurde (Fig. 5 *T.*).

Endlich durchsetzt der fünfte Zweig des N. infundibuli medianus, der mittelste und stärkste zugleich, unverzweigt den erwähnten muskulösen Zug und dringt in die Trichterklappe ein. Darin verstreicht er, bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* unter sofortiger Zweiteilung (vgl. Fig. 9), nach vorn und bildet hier, auf der vordersten mittleren Dorsalfläche der Trichterklappe, ein sehr feines Nervengeflecht. Ein eben solches bewirkt auf den seitlichen Teilen der Trichterklappe ein vorhin absichtlich unerwähnt gebliebener feiner Faden des großen oder vorderen Trichternerven. Dieser Faden geht da, wo der schon mehrfach erwähnte M. adductor infundibuli superior am Trichter ansetzt (vgl. Fig. 14), vom N. infundibuli anterior ab. Er verstreicht unter der Muskelansatzstelle hin nach vorn zur Trichterklappe, ohne daß jemals eine Innervierung dieses Muskels beobachtet werden konnte; Chun (1910, S. 270; Taf. XLI, Fig. 9) findet ihn durch einen Ast mittlerer Stärke vom Haupttrichternerven her innerviert. Bei *Stenoteuthis* wurde linksseitig sogar eine Zweiteilung des seitlichen Trichterklappennerven festgestellt, die sich in Fig. 9 und Taf. IV auch eingezeichnet findet. Trotz sorgfältigster Präparation war ein seitlicher Nerv der Trichterklappe bei *Illex* nicht nachzuweisen.

So weit ich sehe, ist bisher eine Innervation der Trichterklappe noch nicht angegeben worden.

9. Nervus ophthalmicus inferior.

Dieser Nerv (Fig. 8 u. Taf. IV *n.ophth.inf.*), bei dessen Benennung ich mich an Hillig (1912, S. 780) anschließe, zweigt von der Außenseite des großen oder vorderen Trichternerven ab (Fig. 14; 9 u. Taf. IV *n.infd.ant.*), kurz nachdem dieser mächtige Nervenstamm den Schädelknorpel durchsetzt hat. Als ausgesprochen rundlicher Nerv zieht er direkt nach außen durch die knorpelige Orbitawand hindurch, um sich dann als

breit bandförmiger Nerv ihrer ventralen Innenfläche eng anzulegen. So läuft er nach unten und außen ungeteilt bis zum Innenrande des vom N. oculomotorius posterior innervierten und vom N. olfactorius durchsetzten hinteren ventralen Augenmuskels; hier verbreitert er sich und teilt sich zugleich in zwei Bänder, die unter dem Augenmuskel hinwegstreichen. Das vordere, zunächst immer besonders breite Band (s. Fig. 8) verschmälert sich bei seinem weiteren Verlaufe schräg nach vorn allmählich wieder, um schließlich als vollkommen rundlicher Nerv, als welcher ja der N. ophthalmicus inferior von innen her schon in die Orbita eingetreten war, den Orbitaknorpel nahe seinem Außenrande nach außen wieder zu durchsetzen. Unter Abgabe feinerer Fäden verliert er sich in der muskulösen Orbitawand nach dem ventralen Augenlidrande zu.

Etwas weiter hinten, schon im Bereiche der vorderen Halsringfalte (Fig. 5, 17 $R._1$) oder »Ringkante«, wie sie PFEFFER (1912) treffend bezeichnet — sie zeigt einen dreieckigen Querschnitt (Fig. 8 *R.*), auf dem eine Art Gewebebälkchen (in der Figur durch Strichelung angedeutet) auffallen, die an die Spongiosa des Wirbeltierknochens erinnern — verbreiten sich die Ausläufer des hinteren Bandes des N. ophthalmicus inferior. Dieses durchbricht übrigens nicht, wie das vordere, nochmals den Orbitalknorpel, sondern legt sich einfach über seinen Außenrand hinweg, wobei es genau wie das andre statt der vorher bandförmigen eine rundliche Gestalt angenommen hat. Beim ferneren Verlaufe des hinteren Astes des N. ophthalmicus inferior in der muskulösen Orbitawand tritt bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis*, nicht aber bei *Illex*, durchaus konstant nahe dem Knorpelrande eine Gabelung und Wiedervereinigung, also eine Schleifenbildung (Fig. 8 *s.*) auf. Ich erwähne dies, um auf eine auch sonst noch mehrfach beobachtete merkwürdige Konstanz solcher, an und für sich entschieden ganz unwesentlicher Einzelheiten im Nervenverlauf bei den verschiedenen Formen aufmerksam zu machen. Wir finden Entsprechendes z. B. bei einzelnen Zweigen des N. visceralis (vgl. S. 337).

Was frühere Befunde über einen N. ophthalmicus inferior betrifft, so sei zunächst daran erinnert, daß wir beim N. olfactorius bereits auf eine Angabe POSSELTS zu sprechen kamen (S. 313), aus der ich schließen zu können glaubte, daß POSSELT beide Äste unseres N. ophtalmicus inferior beobachtet hat. Im übrigen kommen hier nur noch CHUN und HILLIG in Betracht. Letzterer beschreibt bei *Sepia* einen N. ophthalmicus inferior posterior (S. 780), der zweifellos dem N. ophthalmicus inferior der vorliegenden drei Formen gleichzusetzen ist. HILLIGS Vermutung (S. 781), daß der von CHUN für *Chiroteuthis* (S. 270)

beschriebene N. infraorbitalis seinem N. ophthalmicus inferior posterior entspricht, damit also mit dem von mir festgestellten N. ophthalmicus inferior identisch ist, kann ich durchaus beipflichten.

Der N. ophthalmicus inferior unsrer Formen und der von *Chiroteuthis imperator* entsprechen sich also nicht. Bezüglich des letzteren wurde schon weiter vorn (S. 320) die Ansicht vertreten, daß er dem vorderen breiten Bande des N. oculomotorius anterior der hier untersuchten Formen gleichzusetzen sei.

10. Nervi statici.

Die beiden »Gehörnerven« (Fig. 14; Taf. IV *n.stat.*) entspringen kurz hinter dem großen oder vorderen Trichternerven (*n.infd.ant.*), nur etwas höher als dieser, von der schrägen Hinterfläche des G. pedale.

Chun spricht (S. 271) von nur einem statischen Nerven, der sich aber gleich bei seinem Austritt in zwei Äste gabelt. Bei den hier untersuchten drei Formen handelt es sich durchgängig um zwei getrennt entspringende statische Nerven. Ein äußerer mehr bandförmiger verstreicht zur seitlichen Außenfläche des statischen Organs, wie das Chun von seinem hinteren N. staticus-Ast (*n.stat.'*) beschreibt. Ein innerer, ausgesprochen rundlicher Nerv geht zur Vorderfläche, würde also dem kleineren vorderen Staticus-Ast (*n.stat.*) von *Chiroteuthis* entsprechen. Dieser rundliche, sehr unansehnliche N. staticus ist außerordentlich kurz und reißt auch bei sorgfältigster Präparation fast regelmäßig durch, weshalb ihn wahrscheinlich auch Hancock übersehen hat. Seine Wurzel im Pedalganglion ist dann allerdings meist noch als stummelförmiger Rest deutlich zu erkennen.

Hancock erwähnt und zeichnet also nur einen »Gehörnerven« (S. 3; pl. I, fig. 2, 3 *j*). Posselt dagegen spricht (S. 328) von »zwei kurzen Nerven, die sich den Weg bahnen in den obersten und innersten spitzen Winkel des Gehörsackes, der vom Otolithen erfüllt ist«. Appellöf bringt nichts auf das statische Organ Bezügliches. Für *Sepia* wird von Hillig (S. 780) angegeben ein N. cristae staticae, der mehr nach außen und hinten geht, also unserm breiteren, äußeren statischen Nerven entsprechen dürfte, und ein N. maculae staticae, der offenbar mit dem oben verzeichneten kleinen rundlichen N. staticus meiner drei Formen identisch ist.

11. Nervi retractoris capitis lateralis.

Diese Nerven (Fig. 8 u. Taf. IV*n.retr.cap.lat.*) entspringen vom seitlichen Hinterrande des G. pedale. Man ist leicht versucht ihren Ursprung vom seitlichen Vorderrande des G. viscerale anzunehmen; indessen läßt

sich dieses Ganglion vom Pedalganglion loslösen — bei unvorsichtigem Präparieren geschieht dies mitunter ganz unbeabsichtigt —, ohne daß sie dadurch in Mitleidenschaft gezogen würden; sie wurzeln eben durchaus im G. pedale.

Bei *Illex* sind gewöhnlich nur drei, bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* bis zu fünf mehr oder minder bandartige Nerven des seitlichen Kopfrückziehmuskels zu unterscheiden. Sie durchsetzen fast je in einem besonderen Kanal ungefähr parallel zum Seitenrande des Visceralganglions nach hinten den dicken Schädelknorpel, um dann sofort in die Masse des Musculus retractor capitis lateralis einzutreten. In diesem Muskel, den wir etwas dorsaler bereits von Zweigen des N. postorbitalis versorgt fanden (vgl. S. 317), verlieren sie sich nach kurzem Verlaufe unter einigen Verzweigungen.

Besondere Erwähnung verdient nun noch ein Nervenast, der mit den eben beschriebenen gemeinsam, und zwar als der unterste der ganzen Gruppe, im Pedalganglion wurzelt. Er hält zunächst eine ganz kurze Strecke die Richtung der übrigen ein, biegt aber dann noch innerhalb des Schädelknorpels, eine deutlich rundliche Form annehmend, nach außen ab, um durch den Knorpel in die Orbita einzudringen. Hier angelangt, wird er unvermittelt breit bandförmig und verstreicht nun ebenso wie die bereits besprochenen andern Orbitanerven, der Innenfläche der knorpeligen Orbitawand, und zwar der hinteren, dicht angelegt, ungefähr horizontal nach außen. Hierbei gabelt sich dieser Orbitazweig bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis*, bei *Illex* hingegen bleibt er stets unverzweigt. Bei einem einzigen *Ommatostrephes*-Exemplar wurde er gleichfalls unverzweigt, aber nur linksseitig, vorgefunden; auf der rechten Seite war die normale Gabelung vorhanden. Am Knorpelrande tritt Aufteilung ein, in der Hauptsache an die muskulöse hintere seitliche Orbitawand, zum Teil vermutlich auch an Membranen des Bulbus, die hier an der Orbitawandung ihren Ansatz finden. Der Name des geschilderten Orbitalzweiges wurde beim N. olfactorius (S. 313) nebenher schon erwähnt, es ist der Ramus orbitalis nervorum rectractoris capitis lateralis (Fig. 8 u. Taf. IV *ram.orb.n.retr.cap.lat.*).

In der Literatur findet er sich noch nirgends verzeichnet, wenn man von der ganz unsicheren Angabe Posselts (vgl. S. 313 meines Textes) absieht. Auch Nerven an den seitlichen Kopfretractor werden außer von Hillig[1], auf dessen Befunde wir gleich noch einen Blick

[1] und Williams (1909), der bei *Loligo pealii* einen entsprechenden Nerven, auf den auch Hillig (S. 777) aufmerksam macht, »to the nuchal and cephalic retractors« einzeichnet (Williams S. 69; Textfig. 15, Nr. 11).

werfen wollen, von früheren Autoren nicht beschrieben. Der Grund hierfür liegt sicherlich zu einem guten Teil in der Schwierigkeit ihrer Freilegung. Ich selber habe diese doch gar nicht so unbeträchtlichen Nerven anfangs überhaupt nicht bemerkt, sie wurden offenbar bei zu hastigem Präparieren gewöhnlich mit dem Knorpel samt der daran ansetzenden starken Muskulatur entfernt; der Orbitazweig im besonderen wird bei Herausnahme des Bulbus nur zu leicht mit abgerissen oder doch beschädigt.

Hillig beschreibt einen vorderen und einen hinteren Nerven an den Kopfretractor. Die Darstellung, die er vom N. retractoris capitis anterior gibt (S. 776; Fig. 7, 8, 9 *n.retr.cap.ant.*), läßt mit aller Sicherheit den Schluß zu, daß dieser Nerv mit unserm Retractornerven identisch ist. Er wurzelt bei *Sepia* im G. viscerale, während der Ursprung des erwähnten Nerven von *Loligo Pealii* gerade auf der Grenze zwischen Pedal- und Visceralganglion eingezeichnet wird. Hillig erwähnt übrigens noch einen Nebenast des N. retractoris capitis anterior, über den er sich nicht näher ausläßt; ein Zweig in die Orbita ist es jedenfalls nicht.

Um auf unsern Ramus orbitalis nervorum retractoris capitis lateralis nochmals zurückzukommen, so haben wir mit ihm den letzten der fünf Nerven kennen gelernt, die ganz oder teilweise auf der Ventralfläche der Orbita verstreichen. Bei vorsichtigem Herauspräparieren des Augenbulbus samt G. opticum und weißem Körper kann man sie sehr schön zur Anschauung bringen. Es sind dies also, um es nochmals kurz zusammenzufassen, in der Reihenfolge von vorn nach hinten folgende in der Hauptsache parallel zueinander laufende Nerven, wie sie sämtlich meine Fig. 8 wiedergibt:

N. oculomotorius anterior (*n.oculom.ant.*),
N. ophthalmicus inferior (*n.ophth.inf.*),
N. oculomotorius posterior (*n.oculom.post.*),
N. olfactorius (*n.olf.*),
Ramus orbitalis nervorum retractoris capitis lateralis (*ram.orb.n.retr.cap.lat.*).

Nerven des Ganglion viscerale.

12. Nervus visceralis.

Der Eingeweidenerv (Fig. 1, 10, 11 u. Taf. IV *n.visc.*) entspringt von der Mitte des ventralen Hinterrandes des G. viscerale als ein unpaarer, dorsoventral etwas zusammengedrückter Nerv. Zum Durchtritt durch den Schädelknorpel benutzt er die weite kreisförmige Öffnung, die in

erster Linie für die das Hirn durchsetzenden Organe bestimmt ist. Er verstreicht, besonders deutlich bei *Illex* (Fig. 1 *n.visc.*), zunächst an der Hinterwand des Statocystenknorpels (*Kst.*) nach unten und weiter in einer Furche zwischen den vordersten ventralen Zipfeln der Leber hindurch schräg abwärts, um in geringem Abstande und dorsal von der Vena cava nach hinten zu laufen bis zu seiner Gabelung kurz vor dem After.

Ein unpaarer Ursprung des N. visceralis wird von der Mehrzahl der in Betracht kommenden Autoren beobachtet, denen hier zum ersten Male auch der in der Literaturbesprechung (S. 291) mit angeführte Carlson (1905) zuzurechnen ist.

Wenn Hancock hervorhebt, daß dieser eine Stamm deutlich aus zwei Strängen zusammengesetzt sei, so kann ich bemerken, daß ich ebenfalls Andeutung einer Spaltung schon kurz nach dem Ursprunge beobachtet habe; ja bei einem *Illex*-Exemplar entsprangen vom G. viscerale zwei völlig getrennte Nervi viscerales, die sich allerdings bald, wenn auch nur äußerlich, zu einem Strange verbanden (Fig. 1 *n.visc.*). Dieses Verhalten erinnert stark an *Sepia*, wo nach Hilligs Darstellung (S. 762; Taf. XXXIII, Fig. 7; Taf. XXXIV, Fig. 9 *n.visc.*) zwei getrennt entspringende Viscerales sich finden, die sich kurz hinter dem Ganglion nahe aneinander anlegen. Appellöf (1889, S. 18) berichtet Ähnliches von *Veranya*.

Was die Stärke der N. viscerales anbelangt, so äußert sich darüber eigentlich nur Chun, indem er vermerkt (S. 271), daß sie an Stärke bei *Chiroteuthis* den Palliales nicht nachstehen (Taf. XLI, Fig. 1, 5). Nach Hancocks Abbildungen (pl. I, fig. 1, 2, 3; pl. II, fig. 1) ist sogar der Pallialis fast schwächer als der Visceralisstamm; endlich zeichnet Pelseneer bei *Ommatostrephes* (spec.?) (1888, S. 736, Fig. *A j* u. *K*) und bei *Ommatostrephes pteropus* (1899, Pl. XXI, Fig. 183 *VII* u. *IX*) den Visceralis deutlich stärker als den Pallialis. Nach meinen Feststellungen ist aber der Visceralis stets schwächer als der Pallialis, ein Unterschied, der besonders augenfällig bei *Stenoteuthis* sich geltend macht. Carlson gibt auf seiner Zeichnung (Pl. VII, Fig. 21) dasselbe Stärkeverhältnis beider Nerven an, und bei *Sepia* ist der Unterschied im gleichen Sinne auch ziemlich scharf ausgeprägt (Hillig, Taf. XXXIII, Fig. 7, 8).

Noch vor seiner Gabelung gibt der N. visceralis jederseits einen Nerven ab — bei *Stenoteuthis* wurden vereinzelt auch zwei auf jeder Seite beobachtet —, die am dorsalen Hinterrande des Trichters schräg nach hinten außen verlaufen und dabei zunächst diesen Teil des Trich-

ters, an den (ventral) die seitlichen Teile der Trichterdrüse angrenzen, innervieren, weiterhin aber auch nach hinten in die beiden Trichterdepressoren (vgl. Fig. 9 *musc.depr.infd.*) eintreten. Wir bezeichnen sie daher als Nervi depressoris infundibuli (Fig. 10, 11 u. Taf. IV *n.depr.infd.*). Diese recht feinen Nervenfäden konnten bei *Illex* bedeutend weiter als bei den beiden andern Formen in den Depressormuskeln hinabverfolgt werden.

Noch vor ihnen gehen vom N. visceralis, und zwar von seiner Ventralseite aus, zwei feine kurze Zweige nach der dorsalen Wandung der Vena cava. Auf ihr konnte bei *Stenoteuthis* ein ganzes Büschel feiner Verzweigungen (Fig. 10) festgestellt werden, das die beiden Nervi venae cavae posteriores (Fig. 10, 11 u. Taf. IV *n.ven.cav.post.*), wie wir sie in Übereinstimmung mit Hillig nennen wollen, hier gemeinsam bilden. Die Nervenzweige an die Vena cava sowohl als an die Trichterdepressoren sind mit ihrer Abzweigung vom Visceralisstamm nicht leicht unversehrt freizupräparieren wegen des sogenannten Diaphragmaknorpels (vgl. Brock 1880, S. 197), den vor allem die feinen Vena cava-Ästchen durchbrechen müssen, um die Wandung dieses Gefäßes zu erreichen.

Hancock gibt als Zweig des N. visceralis vor seiner Gabelung einen Nerven an (S. 10; pl. II, fig. 1 *q'*), der nach dem Mantel verlaufen soll. Diese Angabe muß zunächst befremden. Wir kommen indes der Sache näher, wenn wir uns erinnern, daß Hancock ein paar Seiten vorher (S. 8) das Wort »mantle« in einem ganz bestimmten Sinne gebraucht; er versteht dort darunter die »membrane investing the viscera«, also etwa unsre muskulöse Leberkapsel. Wenn wir diese Deutung annehmen und dann Hancocks Abbildung näher beschauen, so kann kaum noch ein Zweifel bestehen, daß seine Zweige *q'* unsern Nerven an die Trichterdepressoren und die hintere dorsale Trichterwand entsprechen; geht doch letztere, wenigstens mittelbar, seitlich über in die muskulöse Leberkapsel (unsrer Auslegung nach = Hancocks »mantle«). Wenn Hancock rechtsseitig sogar zwei derartige Zweige vom N. visceralis abgehen läßt — der vordere von diesen ist etwas auffällig dünn, (s. rechts auf pl. II, fig. 1 *q'*) —, so kommt das ganz dem von mir erwähnten gelegentlichen Verhalten von *Stenoteuthis* gleich.

Man geht wohl nicht fehl, wenn man die Angabe Posselts (S. 330), daß vom großen Nervenstamm des Visceralis ein paar kleine Nerven zur Leberkapsel abgegeben werden, auf die eben besprochenen Zweige Hancocks deutet. Appellöf enthält sich jeder diesbezüglichen Bemerkung.

Chun stellt bei *Chiroteuthis* fest (S. 271), daß die Viscerales »hinter dem Trichterorgan feine Äste zu den Trichterdepressoren« abgeben; Äste an die Vena cava vom N. visceralis aus hat er ebensowenig wie die vorhergehenden Autoren nachgewiesen, abgesehen von Carlson (1905). Er findet zum ersten Male eine solche vom Eingeweidenerven aus erfolgende Innervation der Vena cava, und zwar gleichzeitig bei *Loligo pealii* und *Ommastrephes illecebrosa*. Es scheint mir daher gerechtfertigt, wenn ich nicht nur auf Carlsons Figur (Pl. VII, Fig. 21, Nr. 1) verweise, sondern seine Schilderung, die er zugleich für *Loligo* und *Ommastrephes* gibt, hier im Wortlaut folgen lasse. Carlson schreibt (S. 147): »At this point in their course a small branch is given off from each nerve (= N. visceralis, d. V.) to the cephalic vena cava, which lies just ventral to the nerves. The two branches unite into one, which enters the vein, branching out anteriorly and posteriorly in its muscular walls.« Diese Beschreibung für *Ommastrephes illecebrosa*, die mit *Illex illecebrosus* synonyme Form, stimmt sonderbarerweise nicht sowohl mit meinen Befunden für *Illex*, als vielmehr mit denen für *Stenoteuthis* überein (»branches unite into one«, vgl. meine Fig. 10 *n.ven.cav.post.*).

Merkwürdig ist auch, daß Carlson, wo er doch diese zarten Fäden an die Vena cava so genau festgestellt hat, auch nicht die geringste Spur eines N. depressoris infundibuli verzeichnet.

Hillig hat bei *Sepia* ganz den unsern entsprechende Zweige an Vena cava und Trichterdepressoren ermittelt. Er ist dem Vorstehenden zufolge natürlich falsch unterrichtet, wenn er seine Nervi venae cavae posteriores als »bis jetzt noch von keinem Autor gesehen« bezeichnet. Dieser Irrtum findet indessen darin seine hinreichende Erklärung und Entschuldigung, daß die Carlsonsche Abhandlung ihm (Hillig), wie er selbst im Literaturverzeichnis (S. 794) anmerkt, nicht zugängig war.

Wir hatten den N. visceralis bis in die Nähe seiner Gabelung verfolgt. Daß diese etwa in Höhe des Afters eintritt, wurde bereits eingangs erwähnt. Die beiden Teiläste laufen nur eine kurze Strecke an der Vena cava hin, da teilt sich jeder von beiden wiederum: es werden die Enddarmzweige abgegeben. Diese umfassen nach oben (richtiger gesagt nach unten = ventral) hin die Vena cava, indem bei *Illex* stets, bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* meist der rechte Strang weiter um dieses Gefäßrohr herumgreift als der linke. Beide überkreuzen sich hierauf bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* und laufen als Enddarmstränge weiter. Bei *Illex* erfolgt an Stelle ihrer Überkreuzung eine Vereinigung zu einem unpaaren Strang, der sich dann seiner-

seits wieder in die endgültigen Enddarmstränge gabelt. Diese wollen wir von den Visceralis-Hauptsträngen als Nervi recti (Fig. 10, 11 *n.rect.*) unterscheiden. Durch die Überkreuzung bzw. Vereinigung zu einem unpaaren Strang kommt auf der Ventralseite der Vena cava ein nach oben (dorsal) offener Nervenring zustande, der als vordere Visceralcommissur bezeichnet wird (*c.visc.ant.*). An der Stelle der Überkreuzung der Enddarmstränge bzw. bei *Illex* der Gabelung des links seitlich von der vorderen Visceralcommissur abgehenden unpaaren Stranges und noch kurz darauf von den Enddarmsträngen selber aus werden Fäden ans Rectum, und zwar nach den Enddarm- oder Analzipfeln und auch nach hinten zu, sowie an den Tintenbeutelausführgang abgegeben. Der eigentliche Tintenbeutelnerv = Nervus atramenti (*n.atr.*) wurde immer vom linken Enddarmstrang oder Nervus recti abgehend gefunden. Er liegt außerordentlich fest der Wandung des Tintenbeutels an und nur in einigen Fällen (bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis*) gelang es daher, ihn bis auf etwa zwei Drittel der Länge des Tintenbeutels nach hinten zu verfolgen.

Die beiden Enddarmstränge (*n.rect.*) zeigen anfangs eine Verbreiterung, die beim rechten besonders auffällig ist und fast stets mit einer Art Schleifenbildung (*s.*) zusammen auftritt. Sie laufen dann aber als ziemlich schmale Fäden, der rechte gewöhnlich etwas stärker als der linke, zuseiten des Enddarmes, gerade auf der Grenze zwischen diesem und dem Tintenbeutel, nach hinten. Dabei geben sie mehrfach Fäden ans Rectum ab, ohne daß aber, wie Hancock es abbildet, ein wirkliches Geflecht darauf zu beobachten gewesen wäre. Da, wo das Rectum, oder nunmehr schon der Mitteldarm, dorsal nach dem Magen abbiegt, also etwa in Höhe der Kiemenwurzel, verlassen die beiden Nervenzweige (*n.rect.*) das Darmrohr, um ganz oberflächlich in der Eingeweidemembran weiter zu laufen und sich bald zu einem unpaaren Strang zu vereinigen. Vor und nach dieser Vereinigung zeigen sie eine, insbesondere bei *Stenoteuthis* auffällige Neigung zur Schleifenbildung. So verlaufen sie auf der Membran des Eingeweidesackes in der ventralen Mittellinie über die Harnsäcke (ventral) hinweg nach hinten. Dicht vor der Vena pallialis erfolgt bei allen drei Formen wiederum Gabelung des unpaaren Stranges. Bei einem *Illex*-Exemplar, seltsamerweise aber auch nur bei diesem einzigen, konnte deutlich von der Gabelungsstelle aus ein Zweig an die Vena pallialis beobachtet werden. Hinter diesem Gefäß verlieren sich die ursprünglichen »Enddarm«-Zweige unter mehr oder minder reicher Aufteilung in den Hüllen des Eingeweidesackes nach dem Körperhinterende zu.

Hancock hat eine vordere Visceraliscommissur noch nicht nachgewiesen. In seiner Zeichnung (pl. II, fig. 1 *r*) gehen die Enddarmzweige nur vom linken N. visceralis ab und bilden sofort ein kleines Ganglion (*s*). Ich habe ein solches niemals beobachten können. Vielleicht darf man ihm die Verbreiterung und Schleifenbildung gleichsetzen, die ich oben (S. 334) für den rechten N. recti anführte (Fig. 10, 11 *s*.). Verfolgt hat Hancock die Enddarmäste nur bis in Höhe der Kiemenwurzeln.

Posselts Angaben über das viscerale System gehen in keiner Weise über die Beobachtungen von Hancock hinaus. Appellöf gibt in seinen beiden Arbeiten eine recht ansprechende Darstellung. Bei *Veranya* (1889) sowohl als bei *Chaunoteuthis* (1890) hat er eine vordere Visceralcommissur gefunden. Bei ersterer Form zeichnet er (Fig. 22 c_1) die bloße Commissur, ohne jede Abgabe von Ästen an Enddarm oder Tintenbeutel. Bei *Chaunoteuthis* aber hat er von der Commissur aus einen Nerven (Pl. IV, Fig. 16*a*) nach hinten bis auf die Wand der Harnsäcke und in die Nähe der Nidamentaldrüsen verfolgt. Zweifellos handelt es sich hier um einen Nervenast, der einem unsrer Nervi recti entspricht.

Weiss (1888) gibt eine Abbildung von *Chiroteuthis* Vér. (Taf. VIII, Fig. 5), auf der man deutlich von den beiden Viscerales (*b.v.n.*) je einen Strang abzweigen sieht. Die beiden treffen ventral auf der Vena cava zusammen und laufen, ohne sich zu überkreuzen oder einen unpaaren Strang zu bilden, dicht nebeneinander her, bis sie den Enddarm ein Stück hinter dem After erreichen. Hier treten sie wieder auseinander und man sieht sie sich schräg nach außen hinten verlieren, jederseits über ein als »accessory nidamental gland« bezeichnetes Organ hinweg. Im Text kann man leider nur einen kurzen Hinweis auf die Zeichnung ausfindig machen (S. 78). Aufmerksam machen möchte ich bei dieser Gelegenheit auf die merkwürdigen »Stellate organs«, die Weiss bei *Doratopsis vermicularis* als den Visceralsträngen in der Halsregion aufliegend darstellt (1888, S. 81; Taf. IX, Fig. 2 *stell.org.*; Fig. 6 *st.org.*).

Carlson (1905, S. 106; Pl. VII, Fig. 21) zeichnet bei *Ommastrephes illecebrosa* als vordere Visceralcommissur einen sehr kurzen und dünnen Verbindungszweig zwischen den Hauptsträngen der Viscerales, von dem aus zwei kurze feine Fäden nach hinten verstreichen. Diese bezeichnet er leider nicht, indessen bildet er für *Loligo pealii* ganz entsprechende Zweige ab und nennt sie (Nr. 3) »nerves to rectum and duct of the ink gland«. Dazu kommt bei *Loligo* ein dritter, bei *Ommastrephes* nicht eingezeichneter längerer feiner Faden, ein »nerve to the viscero-pericardial envelop« (Nr. 2).

Chun stellt die vordere Visceralcommissur von *Chiroteuthis* (S. 271; Taf. XLI, Fig. 1 *c.visc.a.*) ähnlich dar, wie ich sie für *Illex* beschrieben habe (S. 334; Fig. 11 *c.visc.ant.*). Seine zwei Stränge (*n.atr.*), »welche in geschlängeltem Verlauf auf dem Tintenbeutel zwischen Leuchtorgan und Enddarm verstreichen«, kann man kaum als meinen Enddarmzweigen entsprechend ansehen. Diesen, so scheint es, kann man auch bei *Sepia* keinen der Nerven gleichsetzen, die von der hier gleichfalls vorhandenen vorderen Visceralcommissur ausgehen. Denn die äußeren Äste der Tintenbeutelnerven (Hillig, Taf. XXXIV, Fig. 9 *r.ext.*), die dafür am ehesten in Betracht kämen, sind von Hillig ausdrücklich als Nerven der Tintendrüse angeführt (S. 765).

Nach Abgabe der vorderen Visceralcommissur (Fig. 10, 11 *c.visc. ant.*) und damit der Enddarmnerven (*n.rect.*) laufen die beiden Visceralishauptstränge (*n.visc.*) weiter an der Vena cava hinab, deren Wandung sie beiderseits anliegen. Sie sind bedeutend stärker als die Stränge des Enddarms. Bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* sind sie oft auch untereinander verschieden; gewöhnlich ist dann der linke stärker als der rechte, bei einem *Stenoteuthis*-Exemplar war dieses Stärkeverhältnis etwa 3 : 1. Bei *Illex* ist dagegen kaum ein Stärkeunterschied bei den Visceralissträngen vorhanden.

Der weitere Verlauf der N. viscerales gestaltet sich bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* einerseits und bei *Illex* anderseits so verschieden, daß eine getrennte Beschreibung angezeigt erscheint.

Was zunächst

Ommatostrephes und *Stenoteuthis*

anbelangt, so herrscht zwischen ihnen bezüglich des Eingeweidenervensystems völlige Übereinstimmung. Etwa an der Stelle des Überganges der Vena cava in die Harnsäcke zeigen die Viscerales eine Überkreuzung. Sie hat infolge des Umstandes, daß die Faserzüge vom linken und rechten Visceralstamm aus breit ansetzen, um nach der Mitte hin zu konvergieren, eine annähernd sanduhrförmige Gestalt. Wir bezeichnen sie als Commissura visceralis posterior (Fig. 10 *c.visc.post.*). Ein Stück oberhalb dieser hinteren Commissur mündet in den rechten Visceralis der Verbindungsstrang zwischen Magenganglion und visceralem System, die Commissura viscero-gastrica (*c.visc.gastr.*), ein, von der erst beim Magenganglion (S. 388 u. 392) ausführlich die Rede sein soll. Von der hinteren Commissur aus wenden sich die Viscerales schräg nach außen hinten gegen die Wurzel der Kieme hin, in die sie dann eintreten. Wir nennen daher diese Nervenstämme von der hinteren Visceral-

commissur an zweckmäßiger Nervi branchiales (*n.branch.*). Um ihren Verlauf noch näher zu kennzeichnen, sei bemerkt, daß sie in der Membran des Eingeweidesackes stets dicht am Außenrande der Nierenöffnung vorbei verstreichen. Dabei ist der linke N. branchialis länger als der rechte, da ersterer im Bogen dorsal unter dem Mitteldarm hinweg und ventral über den hinteren Abschnitt des Tintenbeutels hin seinen Weg nehmen muß.

Was nun die von den beiden Branchialsträngen abgehenden Äste anbelangt, so ist zunächst ein unpaarer Zweig, der Herznerv = Nervus cordis (*n.cord.*) zu erwähnen, der wenig unterhalb der hinteren Visceralcommissur vom linken N. branchialis abgeht. Er verläuft in leichtem Bogen unverzweigt durch die Harnsäcke hindurch in die Tiefe, um ventral in die Herzventrikelwand einzutreten, in deren Muskulatur er ein Stück weit verfolgt werden konnte. Dies ist der einzige unpaare Nerv; die weiterhin als Äste der beiden N. branchiales zu nennenden Nerven sind alle sowohl links- wie rechtsseitig vorhanden.

Eine Bemerkung mag hier Platz finden. Es wurden von *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* in der Hauptsache weibliche Exemplare, darunter verschiedene geschlechtsunreife, präpariert. Bei den männlichen Exemplaren, die zur Verfügung standen, war leider gerade der Geschlechtsapparat zu anderweitiger Untersuchung herausgenommen. Von *Illex* war genügend Material zur eingehenden Untersuchung des männlichen wie weiblichen Eingeweidenervensystems vorhanden. Es fanden sich zwischen beiden denn auch Unterschiede, wie sie nachher bei *Illex* genau dargelegt werden sollen. Vermutlich ist ein Unterschied zwischen dem männlichen und weiblichen System des N. visceralis auch bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* vorhanden. Aus den oben angeführten Gründen kann aber hier nur das weibliche System dieser beiden Formen beschrieben werden.

Kurz bevor der Branchialstrang über der Herzvorkammer (*hv.*) dorsal hinweg verstreicht, entsendet er von seinem Innenrande einen ansehnlichen Zweig an die Nidamentaldrüsen. Typisch für diesen fast bandförmigen Nerven, dessen Name sich als Nervus glandis nidamentalis (Fig. 10 *n.gl.nid.*) ohne weiteres ergibt, ist eine deutliche Schleifenbildung bald nach seinem Ursprunge. Sie wurde bei keinem der zahlreichen untersuchten Exemplare vermißt. Im übrigen verstreicht dieser Nerv ventral über die Herzvorkammer (*hv.*) bzw. Kiemenvene (*ven.branch.*) hinweg in der Membran des Eingeweidesackes nach hinten, um unter mehrfacher Aufteilung an den vorderen Außenrand der Nidamentaldrüse heranzutreten und sich auf ihrer Dorsalfläche zu verlieren.

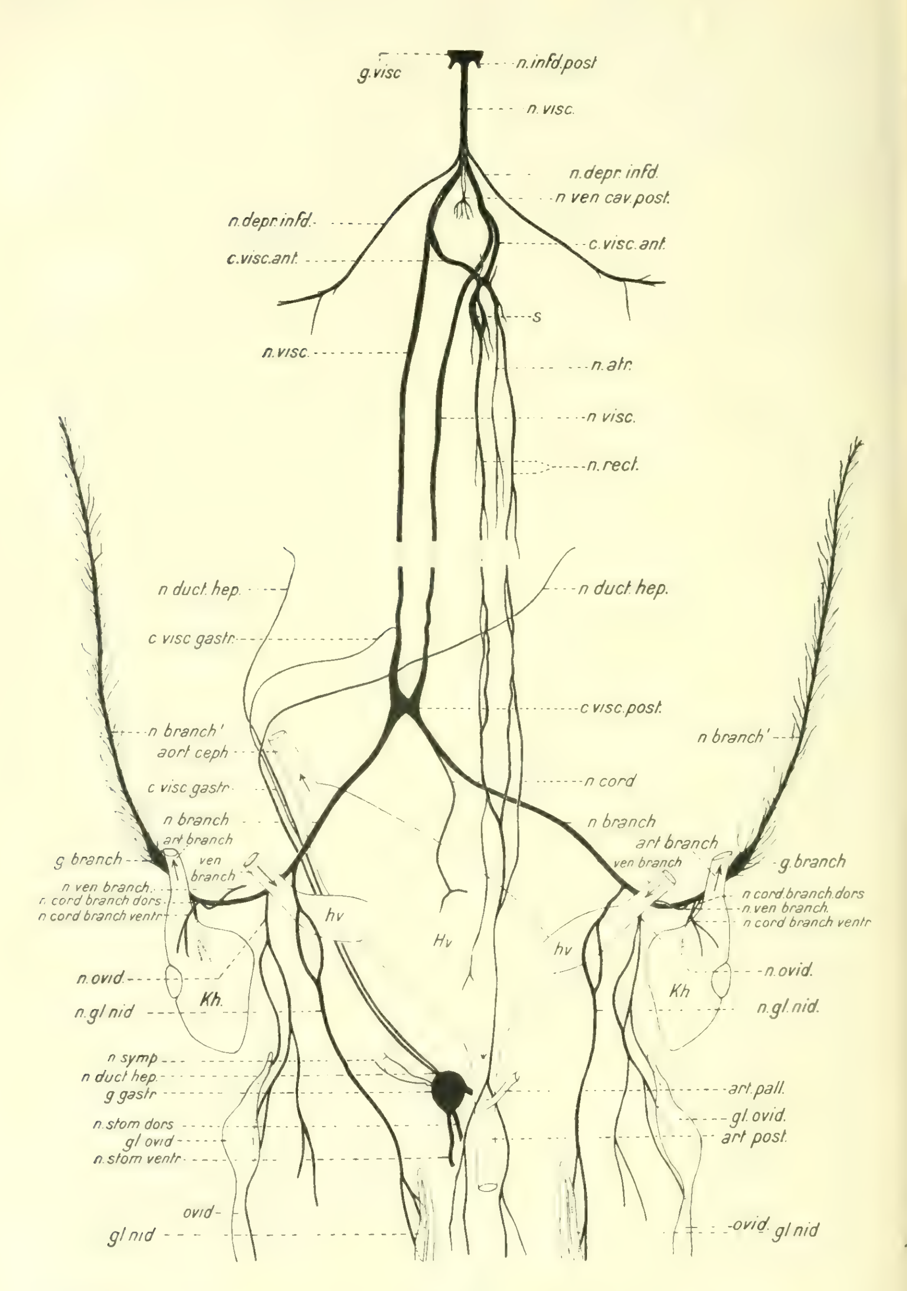


Fig. 10.

Übersichtsbild des visceralen Nervensystems von *Stenoteuthis Bartrami*. Im vorderen Teil sind die Nervenstränge auf eine kurze Strecke gestrichelt gezeichnet, um anzudeuten, daß hier (der Raumersparnis halber) ein Stück ausgelassen ist. Ventralansicht. Vergr. etwa $1^1/_2 : 1$.

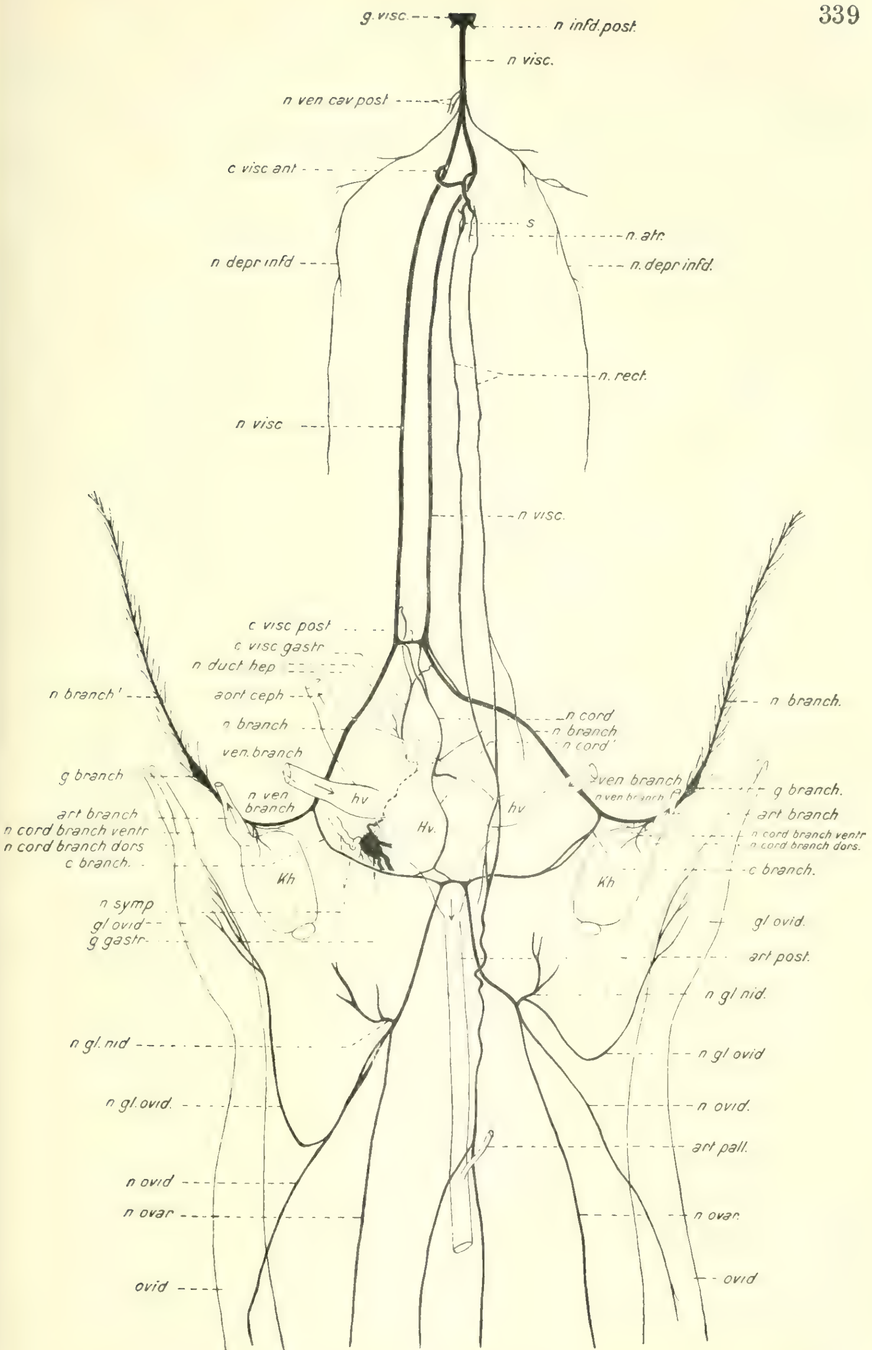


Fig. 11.

Übersichtsbild des visceralen Nervensystems eines weiblichen *Illex illecebrosus*. Ventralansicht. Vergr. etwa $1^1/_2 : 1$.

In geringem Abstande vom Nidamentaldrüsennerven (*n.gl.nid.*), nämlich entweder noch (dorsal) unter oder am Hinterrande der Kiemenvene (*ven.branch.*), zweigt vom N. branchialis mit einfacher oder doppelter Wurzel der Nerv zum Eileiter ab. Dieser Nervus oviducti (*n.ovid.*) ist etwas schwächer als der Nidamentaldrüsennerv. Ähnlich wie dieser zeigt er mitunter Schleifenbildung unter seinen Zweigen (Fig. 10, linker *n.ovid.*). Sein Verlauf ist wesentlich dorsaler und zwar erfolgt er in der Richtung des Innenrandes des Kiemenherzens (*Kh.*), aber noch höher (dorsaler), als dieses gelegen ist, gerade nach hinten zur Eileitermündung und Eileiterdrüse. An die Eingeweidemembran gibt der innere Ast dieses Nerven schräg nach hinten innen einen Zweig ab.

Dort, wo der Branchialisstamm im Bogen nach vorn in die Kieme einbiegt, gibt er einen Zweig an die Kiemenvene und zwei, vereinzelt auch drei, an das Kiemenherz ab. Dieses (*Kh.*) wird vom Nervus cordis branchialis ventralis (*n.cord.branch.ventr.*) auf der Ventralseite und vom Nervus cordis branchialis dorsalis (*n.cord.branch.dors.*) dorsal gerade an der Austrittsstelle der Kiemenarterie (*art.branch.*) innerviert. Der Kiemenvenennerv = Nervus venae branchialis (*n.ven.branch.*) verstreicht an der Dorsalwand dieses Gefäßes von außen nach innen, also nach der Herzvorkammer (*hv.*) zu. Dieser Nerv wurde anfangs übersehen. Man muß, wenn man ihn unversehrt so, wie er dorsal an die Vene herantritt, freilegen will, sehr vorsichtig vorgehen, da ihm bei der doch gewöhnlich von ventral her erfolgenden Präparation schlecht beizukommen ist.

Der N. branchialis tritt an der Kiemenwurzel sofort an die Kiemenarterie heran und bildet ein deutlich ausgeprägtes länglich ovales Kiemenganglion (*g.branch.*), das vorn allmählich in den bis zur äußersten Kiemenspitze verstreichenden eigentlichen Kiemennerven (*n. branch.*) übergeht. Ganglion und Nerv versorgen das Atmungsorgan mit zahlreichen feinen Fäden.

Es bleibt übrig die Besprechung des visceralen Nervensystems von

Illex illecebrosus.

Die beiden Nervi viscerales (Fig. 11 *n.visc.*) laufen, nachdem sie die Commissura visceralis anterior (*c.visc.ant.*) gebildet haben, als gleichmäßig starke Stränge zuseiten der Vena cava nach hinten. In derselben Höhe wie bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis*, also wenig oberhalb der Harnsäcke, treten sie miteinander in Verbindung, und zwar geschieht das bei *Illex* nicht durch ein bloßes Überkreuzen, vielmehr ist hier eine regelrechte Commissur vorhanden. Diese hintere Visceraliscommissur (*c.visc.post.*) ist bei ihrer Abzweigung jederseits

vom Visceralisstamm etwas breiter als in der Mitte, wo sie aber immer noch mindestens die halbe Breite der Viscerales zeigt. Der Verlauf der nunmehr als N. branchiales zu bezeichnenden Nervenstämme ist derselbe wie bei den zwei andern Formen, nämlich in der Membran des Eingeweidesackes am Außenrande der Harnsacköffnung vorbei und unter der Kiemenvene (*ven.branch.*) dorsal hinweg schräg nach außen hinten zur Kiemenwurzel. Das Kiemenganglion (*g.branch.*) ist hier oft nur ziemlich undeutlich als leichte Anschwellung des eigentlichen Kiemennerven (*n.branch'.*) entwickelt. Das Kiemenherz (*Kh.*) wird genau wie bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* ventral und dorsal innerviert (Fig. 11 *n.cord.branch.ventr.* und *n.cord.branch.dors.*), ebenso ist ein Zweig an die Kiemenvene vorhanden, der sich hier nicht immer selbständig vom N. branchialis abzweigt (Fig. 12 *n.ven.branch.*), sondern von diesem oft gemeinsam mit den Kiemenherznerven abgeht (Fig. 11 *n.ven.branch.*).

Von der hinteren Visceralcommissur selbst, nicht erst von einem der beiden Branchialstränge, entspringt bei *Illex* der Herzventrikelnerv (Fig. 11 *n.cord.*), und zwar in der Mehrzahl der Fälle mit zweifacher Wurzel. Bei einfacher Wurzel lag seine Ursprungsstelle auf der Grenze von Commissur und linkem Visceralisstrang (Fig. 12 *n.cord.*). Die beiden Wurzeln des Herznerven vereinigen sich bald und gehen, wie wir es auch bei den andern Formen sahen, unverzweigt durch die Harnsäcke hindurch, um in die ventrale Muskelwand des Herzventrikels (Fig. 11 *Hv.*) einzutreten. Abweichend von *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* sendet nun dieser Nerv einen dünnen Faden auf der Ventrikelwand und weiter nach hinten (Fig. 11, 12, 13 *n.cord'.*). Er tritt in Verbindung mit zwei Ästen, die jederseits vom N. branchialis etwa in Höhe des Hinterrandes der Kiemenvene bzw. der Herzvorkammer (Fig. 11 *ven.branch.* u. *hv.*) abzweigen, um in der ventralen Mittellinie zusammenzutreffen. Sie stellen somit eine Art Commissur, allerdings eine recht weitläufige, zwischen den beiden Branchialisstämmen dar. Es sei daher dieser Verbindungszweig, der ungefähr senkrecht zum Herzventrikelnerven und seiner Fortsetzung verstreicht, Commissura branchialis benannt (Fig. 11, 12, 13 *c.branch.*). Sie zeigt nicht selten eine streckenweise Spaltung in zwei Stränge (vgl. Fig. 11, 13 *B* u. *C*), wie das übrigens auch für die beiden N. branchiales selbst zu vermerken ist, indem der rechte oder linke — bei einem und demselben Exemplar niemals beide zugleich — nahe der hinteren Visceralcommissur eine Strecke weit bisweilen gespalten sind. (Fig. 11 linker *n.branch.*). Die Branchialiscommissur wird von der Fortsetzung des

Herznerven (*n.cord'.*) nie genau in der Mitte erreicht, vielmehr meist etwas rechts seitwärts davon.

Von der Branchialiscommissur aus erfolgt die Innervierung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Illex*, indem über der aus dem Herzventrikel (*Hv.*) austretenden Arteria posterior (*art.post.*) nahe beieinander zwei Äste nach hinten abgegeben werden, die nach kurzem Verlaufe (dorsal) unter den Nidamentaldrüsen an deren Dorsal-

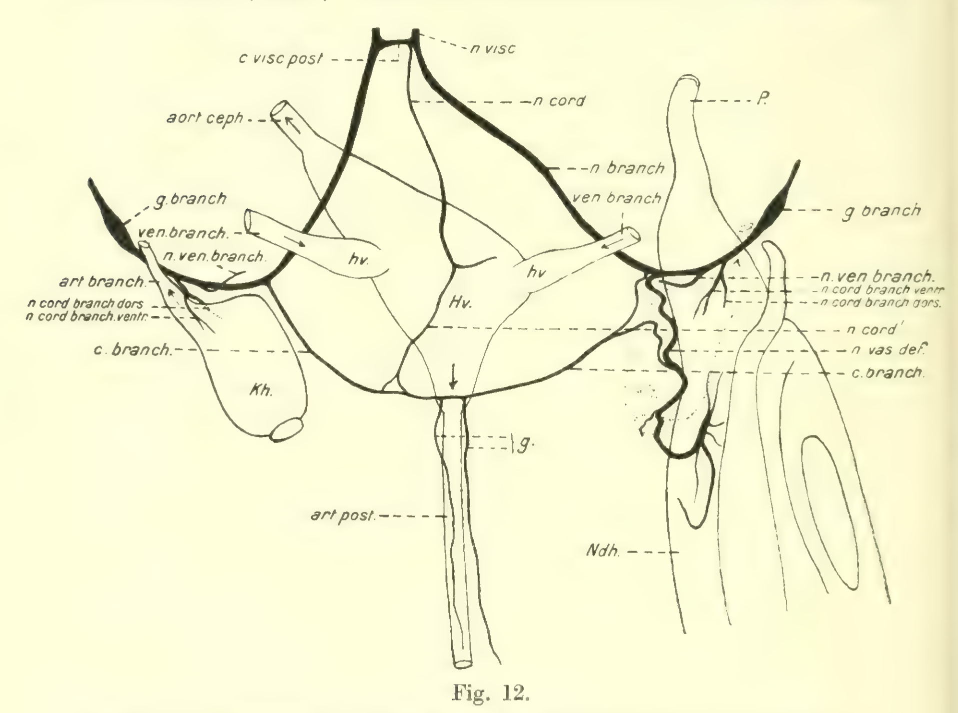


Fig. 12.

Hinterer Teil des visceralen Nervensystems eines männlichen *Illex illecebrosus*. Vergr. etwa 2 : 1.

fläche einige Äste (Fig. 11 *n.gl.nid.*) abgehen lassen. Der Hauptast läuft weiter und versorgt mit seinen Verzweigungen die Membran, die sich über die Ovarien hinzieht, und höchstwahrscheinlich auch diese selbst (*n.ovar.*), ferner den Eileiter (*n.ovid.*) und insbesondere mit einem ganzen Büschel von Nervenfäden die Eileiterdrüse (Fig. 11 *n.gl.ovid.*).

Es muß erwähnt werden, daß die Nerven des weiblichen, ebenso wie die nachher zu besprechenden des männlichen Geschlechtsapparates bei *Illex* in den Einzelheiten sehr zu variieren scheinen. So fand sich bei einem weiblichen Exemplar zwischen den von der Branchialiscommissur abzweigenden Hauptgenitalnerven an der Stelle, wo sie die

kurzen Zweige an die Nidamentaldrüsen abgeben (*n.gl.nid.*), eine deutliche Commissur. Bei einem andern Exemplare war überhaupt nur ein unpaarer, dafür etwas stärkerer Hauptgenitalnerv vorhanden. Er gabelte sich in Höhe des Hinterrandes der Kiemenherzen; jeder der beiden Teilzweige entsandte die kurzen Fäden zur Nidamentaldrüse

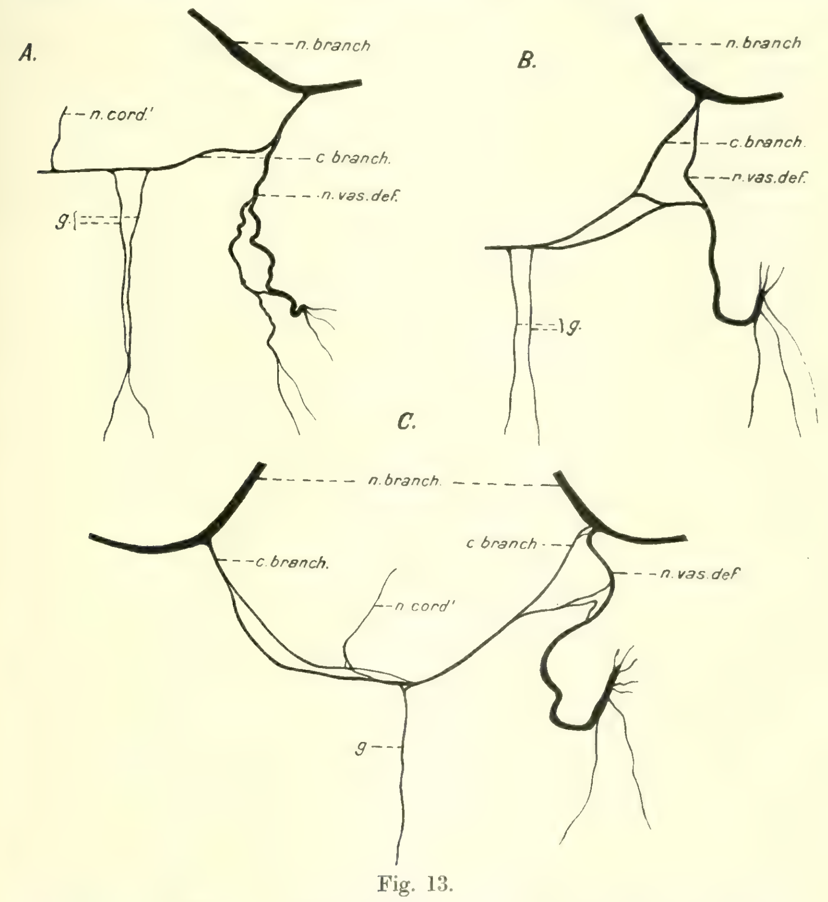


Fig. 13.
Die Nerven des männlichen Geschlechtsapparates von *Illex illecebrosus*. Vergr. etwa 2:1.

(*n.gl.nid.*) und verstrich dann weiterhin auch wieder etwas anders, als in Fig. 11 dargestellt ist, zum Eileiter und zur Eileiterdrüse.

Im männlichen Geschlecht von *Illex* finden wir entsprechend dem nur unpaar, und zwar linksseitig entwickelten Samenausführgang auch den Hauptnerven des Geschlechtsapparates nur einseitig ausgebildet. Dieser Nervus vasis deferentis (Fig. 12, 13 *n.vas.def.*), wie wir ihn nennen wollen, geht vom linken N. branchialis ab unmittelbar

hinter der Branchialiscommissur. Diese entsendet übrigens, um das gleich hier einzufügen, gerade über der Wurzel der Arteria posterior zwei Nerven nach hinten, die also den Hauptgenitalästen des weiblichen Geschlechts entsprechen. Sie machen beim Männchen einen durchaus rückgebildeten Eindruck, insofern sie bedeutend schwächer sind als beim Weibchen und sich, nach kurzem Verlaufe auf dem Gefäß (*art.post.*), in den umliegenden Membranen ohne jede Verzweigung verlieren (Fig. 12, 13 *g.*). Eine Innervierung der Arteria posterior wurde dabei weder im männlichen noch im weiblichen Geschlecht festgestellt.

Der Nerv des männlichen Leitungsapparates (Fig. 12 *n.vas.def.*), dessen Ursprung wir bereits kennen, hat zumeist eine ansehnliche Stärke. Er verstreicht in mehreren Windungen dorsal vom linken Kiemenherzen (*Kh.*) hinweg, wobei er einen Verbindungsstrang von der Branchialiscommissur her erhält, zur Needhamschen Tasche (*Ndh.*). Hier wendet er sich in kurzem Bogen nach vorn und bildet etwa in Höhe des Hinterrandes des ventral darüber gelegenen Kiemenherzens (*Kh.*) eine leichte Anschwellung. Von ihr, die in einigen Fällen einen ganglionären Eindruck erweckte (vgl. Fig. 12), strahlen Fäden verschiedener Stärke nach vorn und hinten an die Wandung der Needhamschen Tasche aus.

Betreffs der schon angedeuteten Variation der Nerven auch des männlichen Geschlechtsapparates sei zunächst angeführt, daß der Hauptnerv (*n.vas.def.*) und die Branchialiscommissur (*c.branch.*) nicht immer nebeneinander vom linken N. branchialis entspringen (vgl. Fig. 12, 13 *C*), sondern gelegentlich auch übereinander (Fig. 13 *B*). In einem Falle (Fig. 13 *A*) zweigten beide sogar gemeinsam ab und trennten sich erst nach einer gewissen Strecke voneinander; ein besonderer sie verbindender Strang fehlte in diesem Falle, anderswo war er zum Teil doppelt (Fig. 13 *B* u. *C*.). Der Hauptnerv (*n.vas.def.*) kann mit zwei Strängen, die ein dünner Faden verbindet, an die Needhamsche Tasche herantreten (Fig. 13 *A*). Der von der Branchialiscommissur aus auf der Arteria posterior nach hinten laufende Zweig (*g.*) kann hier ebenso wie im weiblichen Geschlecht unpaar sein; er entspringt dann mit zwei feinen Wurzeln von der Commissur (vgl. Fig. 13 *C*), in die übrigens auch die Fortsetzung des Herzventrikelnerven von vorn her in der Mehrzahl der Fälle zweigeteilt einmündet (Fig. 12, 13 *C*, *n.cord'.*).

Es bleibt uns übrig, auf die noch nicht erörterten Angaben früherer Autoren einzugehen, die das viscerale Nervensystem der Oegopsiden betreffen.

Der Verlauf der Nervi viscerales an der Vena cava abwärts wird allenthalben hervorgehoben. HANCOCK gibt diese Nervenstränge auf seiner Zeichnung (pl. II, fig. 1 *t*) recht gut wieder, ich erinnere nur an ihren stellenweise geschlängelten Verlauf, wie er auch auf meiner Fig. 10 (im Gegensatz zu Fig. 11) angedeutet ist. Sonderbar nimmt sich dagegen HANCOCKS Ganglion der Visceralnerven aus, das er beschreibt als »large, depressed, irregularly quadrilateral ganglion« (S. 10; pl. II, fig. 1 *a*).

Bereits BROCK (1880, S. 230) hat nachgewiesen, daß dieses Nervenverbindungsstück, das natürlich unsrer hinteren Visceraliscommissur entspricht, keine gangliösen Elemente enthält; »dagegen«, so schreibt dieser Autor weiter, »findet eine vollkommene Faserkreuzung in der Art statt (*Ommastr.*, *Onychoteuth.*), daß die Hauptfasermasse des einen Nerven durch die Commissur in den andern übergeht (Fig. 8 *E*)«. Die beigegebene Figur, übrigens auf BROCKS Tafel (XII) nicht, wie im Text vermerkt, mit 8 *E*, sondern als Fig. 9 bezeichnet, gibt davon eine gute Anschauung. Ich selbst kann, soweit darüber auf Grund rein makroskopischer Beobachtung ein Urteil zulässig ist, auch nur eine solche Faserkreuzung bei der Commissura visceralis posterior von *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* (Fig. 10, 22 *c.visc.post.*) vermuten. Beipflichten muß ich BROCK ferner, wenn er durch folgende Tatsache, auf die ich mit der Bezeichnung »sanduhrförmige Gestalt« bei Besprechung der hinteren Visceraliscommissur (S. 336) schon hinwies, die HANCOCKsche Angabe von einem »Ganglion« auf der Vena cava erklärlich findet (1888, S. 230, Anm. 1): »Wo die Commissur vom Nerven abgeht, ist sie allerdings dreieckig verbreitert (*Ommastr.*, *Onychoteuth.*), wodurch der Anschein eines Ganglions entsteht.« Für *Enoploteuthis* und *Chiroteuthis* Vér. erwähnt BROCK, daß die Commissur häufig dieselbe Stärke wie die Nerven erreicht; ich kann ein solches Verhalten für *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* bestätigen, bei *Stenoteuthis* werden die Viscerales in ihrer Stärke von der Commissura visceralis posterior sogar eher noch übertroffen (vgl. Fig. 10, 22).

POSSELT (S. 330) und APPELLÖF (1890, S. 11) weisen beide auf den negativen Befund BROCKS bezüglich ganglionärer Elemente der hinteren Visceraliscommissur hin, APPELLÖF kann ihn für *Todarodes* kraft eigner Untersuchung bestätigen. Er findet auch bei *Veranya* die Commissur ohne ganglionäre Anschwellungen, außerdem auffallend schräg verlaufend (1889, S. 19; Fig. 22 C_2). Bei *Chaunoteuthis* ist überhaupt keine eigentliche Commissur vorhanden, die beiden Viscerales legen sich da einfach auf eine kurze Strecke aneinander, wobei

»ihr Zusammenhang sehr fest ist. Also anstatt«, so heißt es weiter (Appellöf 1890, S. 11), »daß die beiden Hauptstämme, ihren gegenseitigen Abstand behaltend, nur die die Commissur bildenden Nervenfasern ausschicken, legen sie sich bei *Chaunoteuthis* unmittelbar einander an und geben einander gleichzeitig Fasern ab«.

Eine Bestätigung Carlsons betreffs der hinteren Visceraliscommissur (Carlson 1905, Pl. VII, Fig. 21 *v.c.*) bedeuten meine diesbezüglichen Ausführungen für *Illex illecebrosus* (S. 340). Der Commissura visceralis posterior dieser Form (Fig. 11, 12 *c.visc.post.*) ist diejenige von *Chiroteuthis imperator* (Chun 1910, S. 271; Taf. XLI, Fig. 1 *c.visc.p.*) durchaus ähnlich.

Was weiterhin die von der hinteren Visceraliscommissur abgehenden Nerven anbelangt, so hat, um das vorwegzunehmen, Brock (1880, S. 230) »Nerven . . . von dieser Commissur niemals entspringen sehen«. Hancock hat, abgesehen natürlich von den beiden N. branchiales, zwei beschrieben, den Verbindungszweig zum Ganglion gastricum und den Herznerven; beide sind für oegopside Cephalopoden außer von ihm nur noch von Carlson ermittelt worden. Die Verbindung des visceralen Systems mit dem Magenganglion soll erst mit letzterem zusammen einer genaueren Würdigung unterzogen werden (S. 388 u. 392).

Den Herznerven läßt Hancock (S. 10; pl. II, fig. 1 *x*) neben dem Herzventrikel auch die beiden Kiemenherzen und die Aorta posterior innervieren. Demgegenüber kann ich nur wiederholen, daß ich bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* den Nervus cordis (Fig. 10 *n.cord.*) ausschließlich als Herzventrikelnerven beobachtet habe, zudem nicht von der Commissur selbst, sondern immer erst vom linken N. branchialis abgehend. Carlsons Befund über diesen Nerven (S. 149; Pl. VII, Fig. 21, Nr. 2) deckt sich mit dem meinigen für *Illex* vollkommen bis auf den einen Punkt, daß nämlich Carlson ihn zahlreiche Zweige an die Nierenblutgefäße abgeben läßt, die ich bei aller Aufmerksamkeit niemals habe feststellen können. Im übrigen herrscht, wie gesagt, Übereinstimmung, und zwar bis in Einzelheiten hinein (doppelter Ursprung von der Commissur, etwas seitlich), wie eine Vergleichung der beiden in Betracht kommenden Abbildungen leicht ergibt.

Fassen wir nunmehr die Nervi branchiales ins Auge, und zwar zunächst in ihrem Verlaufe von der Commissur zum Kiemenganglion und von da die Kieme aufwärts, so begegnen uns darüber kaum abweichende Äußerungen bzw. bildliche Erläuterungen. Eine kleine Ungenauigkeit oder auch ein Versehen darf man vielleicht in Hancocks Zeichnung (pl. II, fig. 1) darin erblicken, daß hier der linke

»*v*«-Nerv (dorsal gesehen!) kürzer ist als der rechte, während es doch in Wirklichkeit, wie oben (S. 337) dargelegt, umgekehrt sich verhält, da der linke N. branchialis durch Darmrohr und Tintenbeutel zu Umwegen gezwungen wird. Eine Verwechslung (des linken mit dem rechten Branchialisstamm) anzunehmen liegt hier nahe, da man für gewöhnlich das viscerale Nervensystem ventral freilegt, HANCOCKS Abbildung aber eine Dorsalansicht davon gibt.

APPELLÖF (1889, S. 19) spricht bei *Veranya* von einem »Kiemenherzganglion« an der Kiemenbasis, womit offenbar unser G. branchiale gemeint ist. Ein eben solches »Kiemenherzganglion« hat er bei *Chaunoteuthis* (1880, S. 11) trotz genauer makro- und mikroskopischer Prüfung nicht finden können.

Größere Mannigfaltigkeit kennzeichnet die Angaben über Äste, die von den N. branchiales ihren Ursprung nehmen. HANCOCK zeichnet (pl. II, fig. 1) einen Ast vom Innenrande des linken Branchialis kurz hinter dem »ganglion« der Viscerales abgehend, ohne ihn zu benennen oder im Text überhaupt seiner zu gedenken. Man darf ihn vielleicht den Ästen gleichsetzen, die bei *Chiroteuthis imperator* auf der Ventralwand der Harnsäcke verstreichen und »von denen der vorderste dicht vor der Harnsackpapille verläuft« (CHUN 1910, S. 271; Taf. XLI, Fig. 1). Ich habe solche Äste nicht beobachtet.

Noch nicht erörtert wurden die Angaben über Nerven an Kiemenvene, Kiemenherz und Geschlechtsorgane. HANCOCK (S. 10; pl. II, fig. 1) scheint den Nerven an die Kiemenvene ganz so wie ich bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* (Fig. 10 *n.ven.branch.*) festgestellt zu haben. Die Kiemenherzinnervierung erfolgt nach ihm (S. 10), wie wir sahen (S. 346), vom Herznerven aus (pl. II, fig. 1 *x*). Endlich der Zweig an die Geschlechtsorgane (*w*, *w*), wie ihn HANCOCK zeichnet, entspricht, glaube ich, eher meinem Nerven an die Eileiterdrüse und den Eileiter (Fig. 10 *n.ovid.*) als dem an die Nidamentaldrüse (*n.gl.nid.*).

APPELLÖF (1890, S. 11) erwähnt lediglich bei *Chaunoteuthis* »ein Paar feine Äste, welche sich auf dem Kiemenherzen und den Kiemengefäßen verästeln«.

CHUN (1910, S. 271—72; Taf. XLI, Fig. 1) beschreibt keinen Ast zur Kiemenvene, in das Kiemenherz läßt er einen Ast direkt aus dem Kiemenganglion eintreten (Fig. 8 *n.c.branch.*). Einen Nerven der Nidamentaldrüse hat *Chiroteuthis* nicht aufzuweisen, dafür eine vom N. branchialis aus getrennt erfolgende Innervation von Eileiter und Eileiterdrüse (Fig. 7, 8). Eine bisher nur von CHUN für *Chiroteuthis imperator* nachgewiesene Bildung ist das Ganglion splanchnicum (Fig. 1

g.spl.) mit Verzweigungen an Tintenbeutel und Mitteldarm und Verbindungsästen vom N. branchialis her.

Auf die erfreuliche Übereinstimmung, die in bezug auf die Innervierung des Kiemenherzens, der Kiemenvene bzw. Herzvorkammer und der Geschlechtsorgane zwischen Carlsons Befunden bei *Ommastrephes illecebrosa* und den meinigen bei *Illex illecebrosus* besteht, möchte ich zum Schluß noch etwas eingehen. Es kam hierauf bereits beim Herznerven (S. 346) die Rede; dabei wurde schon auf die beiden auch jetzt

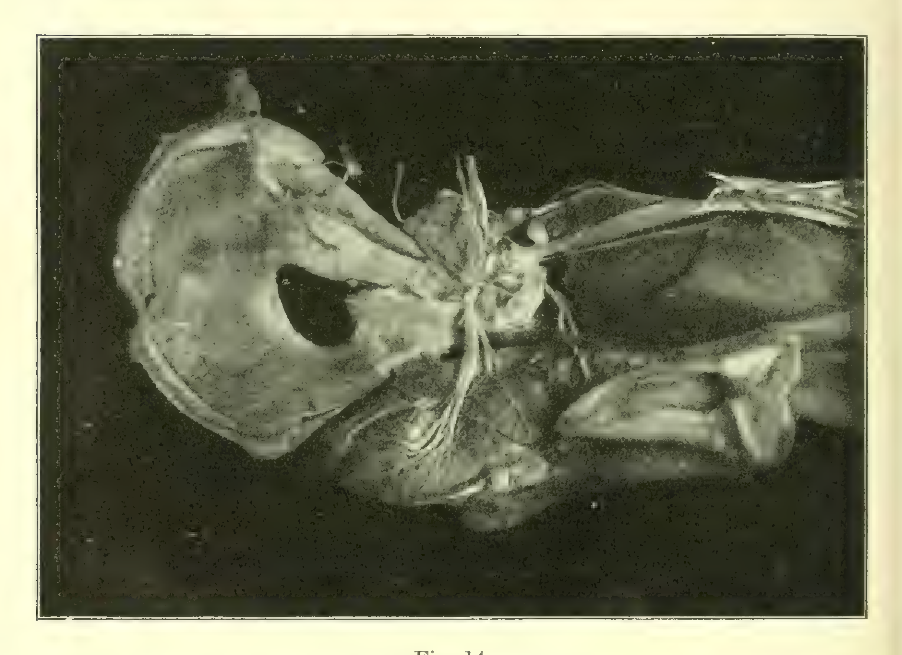


Fig. 14.

Präparat des centralen Nervensystems (linksseitig) von *Stenoteuthis Bartrami*. Der Augenbulbus ist herausgenommen, der Trichter mit seiner Innervierung freigelegt. Gut sichtbar sind außerdem die muskulöse Leberkapsel, der N. pallialis, der linke Trichterknorpel. Am linken Ende der Abbildung hat man sich die Armbasen ansetzend zu denken, deren Konturen durch einen unvermeidlichen technischen Eingriff verwischt worden sind. Phot. Ungefähr natürl. Größe.

in Betracht kommenden Zeichnungen verwiesen (Carlson 1905, Pl. VII, Fig. 21; meine Fig. 11). Hier wie dort sehen wir Kiemenvenen- und Kiemenherznerven sich gemeinsam, unmittelbar am Innenrande der aus dem Kiemenherzen nach vorn austretenden Kiemenarterie, vom N. branchialis abzweigen. Daneben wird aber auch von Carlson (S. 149) getrennter Ursprung beider beobachtet (vgl. meine Fig. 12 *n.ven.branch.*, *n.cord.branch.ventr.*, *n.cord.branch.dors.*). Ein geringer Unterschied zeigt sich insofern, als Carlson nur einen ventralen Kiemen-

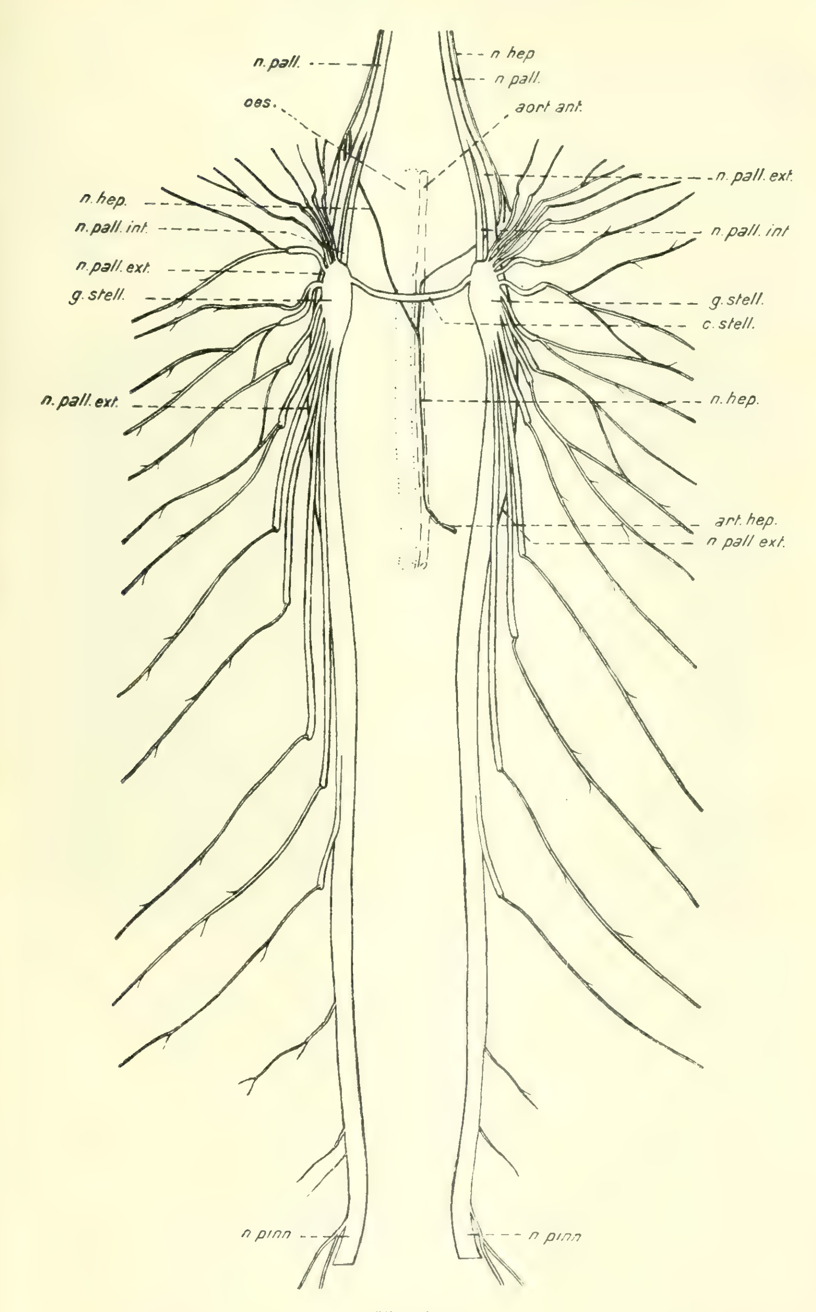


Fig. 15.

Die Nervi palliales von *Stenoteuthis Bartrami* mit Sternganglien und Stellarcommissur. Vergr. etwa $1^1/_2 : 1$.

herznerven einzeichnet (Pl. VIII, Fig. 21, Nr. 6), einen dorsalen also nicht feststellt.

Der von mir so benannten Commissura branchialis von *Illex illecebrosus* (Fig. 11, 12, 13 *c.branch.*) entsprechen bei der synonymen Form Carlsons die zwei dünnen Zweige (Nr. 3 u. 4), die als »nerves to genitalia and osphradium« aufgeführt werden. Ganz wie ich es oben für *Illex* schilderte (S. 342), mündet auch hier die Fortsetzung des Herznerven (Carlsons Nr. 7 = »anastomosing branch between nerve 4

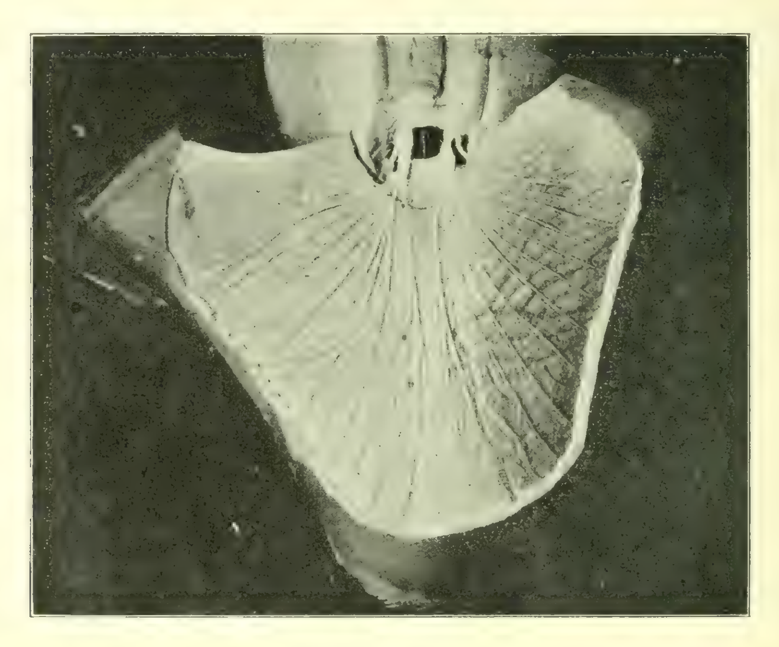


Fig. 16.

Präparat der Flosse von *Stenoteuthis Bartrami*, dorsal gesehen; zeigt die Ausbreitung des Flossennerven (*n.pinn.*) zwischen den beiden Muskellagen der Flosse, außerdem den Eintritt des N. pallialis von der Innenseite des Mantels her. Phot. Ungefähr natürl. Größe (Text s. S. 354).

and the ventricular nerve«; meine Fig. 11, 12, 13 *n.cord.'*) nicht in der Mitte der langgezogenen Branchialiscommissur ein, sondern mehr oder weniger weit nach rechts verschoben.

Als Commissur bezeichnet Carlson nur ein ganz winziges Verbindungsästchen zwischen Zweig Nr. 3 u. 4, die sich hinter dieser zu einem unpaaren Stamm (Nr. 10) vereinigen. Wenn über den Verlauf des letzteren noch bemerkt wird, daß er ein kleines Stück der Aorta posterior folgt und dann in die Geschlechtsorgane einmündet, so kann man dadurch sowohl an das Verhalten erinnert werden, das ich als

Besonderheit eines weiblichen *Illex*-Exemplares mitteilte (S. 343), als auch an dasjenige, welches meine Fig. 13 *C* (*g.*) für ein männliches Exemplar wiedergibt. Über den spezielleren Verlauf des Nervenstamms

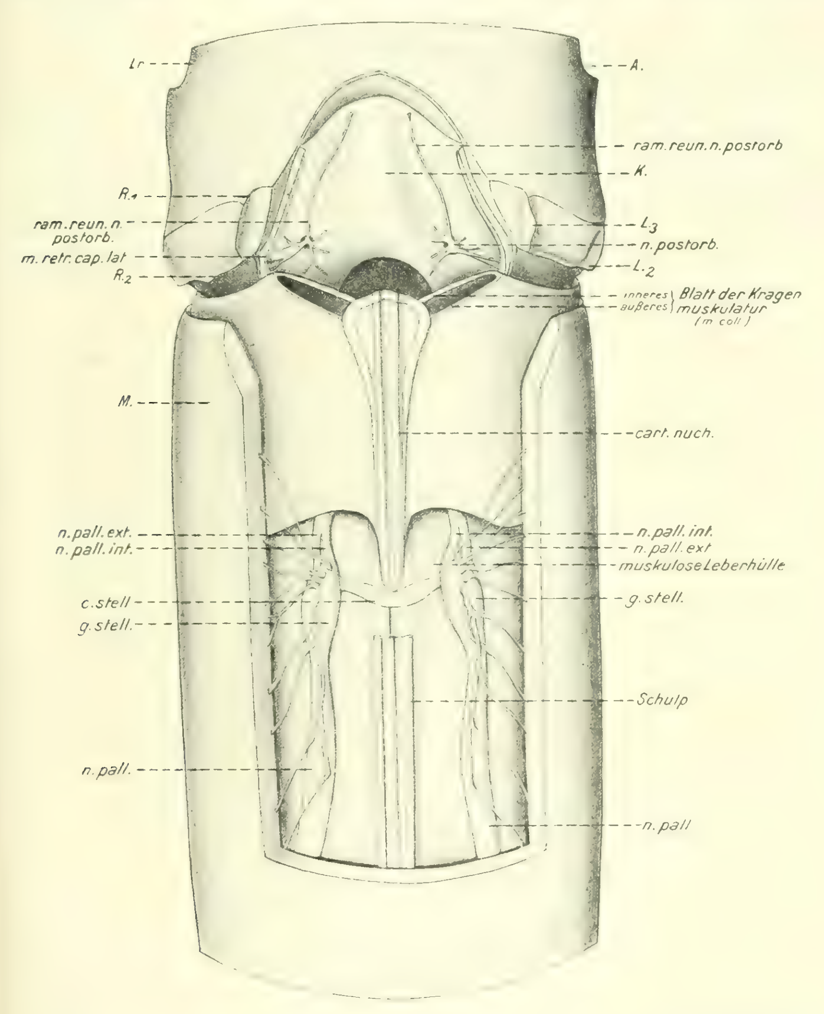


Fig. 17.

Präparat von *Illex illecebrosus*, dorsal. Im vorderen Teile ist die Muskulatur des Kopfdaches bis auf den Schädelknorpel weggenommen, so daß die Zweige des N. postorbitalis zu sehen sind. Im hinteren Teile ist der Mantel in der Mittellinie entfernt, um die N. palliales sowie die Stellarganglien mit ihrer Commissur zu zeigen. Vergr. etwa 2 : 1.

an die Geschlechtsorgane macht Carlson leider keine Angaben. Es ist somit kaum anzunehmen, daß er bereits eine solche Differenzierung des visceralen Nervensystems, eine derartige Anpassung des Verlaufs

der visceralen Nerven an die verschiedene Ausgestaltung des Geschlechtsapparates bei Männchen und Weibchen beobachtet hat, wie ich sie im Vorstehenden also wohl zum ersten Male angeben konnte.

Es drängt mich auf zwei Punkte noch hinzuweisen, in denen ich, abgesehen von den schon genannten geringen Verschiedenheiten unsrer Darstellung, Carlson nicht beistimmen kann. Es betrifft das zwei ganglionäre Verdickungen. Die eine ist »a slight ganglionic enlargement at the place of bifurcation«, und zwar, soviel ich aus dem ganzen Passus bei Carlson (S. 149) herauslese, an der Gabelungsstelle des Geschlechtsnerven (Fig. 21, Nr. 10); die andre wird beschrieben (S. 150) als »a distinct ganglionic enlargement on the visceral nerves at the point of origin of the nerves to the gill ventricles«. Von keiner dieser

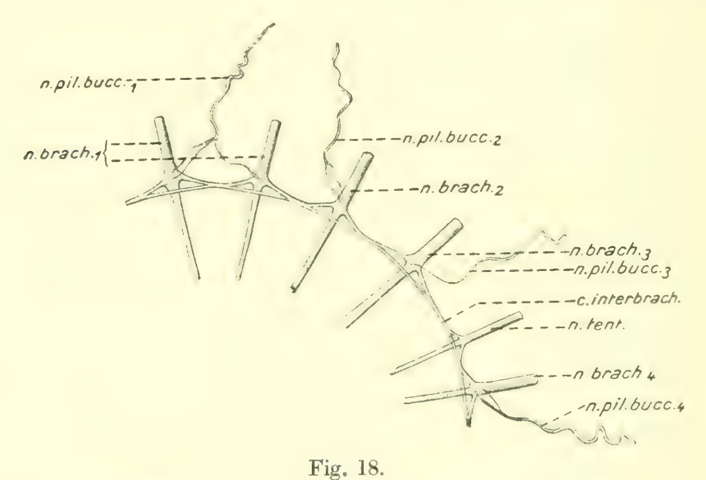


Fig. 18.
Die Armnervenringcommissur und die Nerven der Buccalmembran von *Chiroteuthis imperator*, Innenansicht. Vergr. etwa $1^2/_3 : 1$. (Hierzu Text S. 373 u. 375.)

beiden ganglionären Bildungen habe ich je etwas bemerken können. Um so lieber führe ich zum Schluß die übereinstimmende Äußerung Carlsons betreffs eben solcher Bildungen bei der hinteren Visceraliscommissur an. Es heißt da, wie in Ergänzung zu meinen eignen früheren Ausführungen (S. 340): »In *Ommastrephes* (= *Illex illecebrosus*, d. V.) there is no distinct ganglionic enlargement at the junctions of the commissure (= *c.visc.post.*, d. V.) with the visceral nerves.« (Carlson, S. 149.)

Endlich sei noch ein kurzer Blick auf Hilligs Darstellung des visceralen Nervensystems von *Sepia officinalis* gestattet (Hillig 1912, Taf. XXXIV, Fig. 9), so weit dieses nicht schon eingangs (S. 331 ff.) Berücksichtigung fand.

Die hintere Visceraliscommissur (*c.visc.post.*) entsendet auch hier einen unpaaren Herznerven (*n.cord.*), außerdem jederseits einen Nerven zur Nidamentaldrüse (*n.gl.nid.*) und eine Anzahl Zweige an die Nierensackwandungen (*n.nephr.*).

Vom linken N. branchialis zweigt kurz hinter der Commissura visceralis posterior ein beträchtlicher Ast an den hier unpaaren, nur linksseitig vorhandenen Eileiter bzw. das ebenso unpaare Vas deferens ab (*n.ovid.*, *n.vas.def.*). Endlich werden außer Nerven an Kiemenherz und Kiemenvene (Hillig, S. 771, Textfig. 5 *n.cord.branch.*, *n.ven.branch.*), auch solche an einen unteren und oberen Kiemenmuskel angeführt (dieselbe Textfig. 5 *n.m.branch.inf.*, *n.m.branch.sup.*).

13. Nervus pallialis.

Der Mantelnerv (Fig. 14; 1, 15, 17 u. Taf. IV *n.pall.*) entspringt von der oberen Hinterecke des G. viscerale als außerordentlich kräftiger, meist rundlicher, zuweilen seitlich etwas zusammengedrückter Nervenstamm. Er benutzt zum Durchtritt durch den Schädelknorpel die große Öffnung, die, wie erwähnt, auch dem N. visceralis zusammen mit Oesophagus, Aorta cephalica und Speicheldrüsengang Durchlaß durch den Knorpel gewährt. Jederseits unter den hinteren Speicheldrüsen hinweg verstreicht der Pallialisstamm sodann auf der dorsal-seitlichen Fläche der Leber, darin eine deutliche Rinne einschneidend, nach hinten, ein wenig nach außen und oben, wobei er sich merklich verbreitert (vgl. Fig. 14).

Bei *Stenoteuthis* und *Ommatostrephes*, deren Pallialis wir zunächst weiter verfolgen wollen, tritt nun Teilung in einen inneren und äußeren N. pallialis ein (Fig. 15 *n.pall.int.* u. *ext.*). Beide durchsetzen gemeinsam am Hinterrande eines kleinen Knorpelbezirks, des sog. Pallialknorpels, die Muskelhülle der Leber, die in dieser Gegend bereits mit dem inneren Blatt der Kragenmuskulatur (= M. collaris) verschmolzen ist, laufen ein Stück zwischen innerem und äußerem Collarisblatt hin und erscheinen schließlich — dorsal gesehen — unter dem in leichtem Bogen verstreichenden Hinterrande des äußeren Collarisblattes (vgl. Fig. 17), um unmittelbar auf die Innenfläche des Mantels überzutreten.

Der innere N. pallialis (Fig. 15 *n.pall.int.*) tritt sogleich in das länglich-ovale Ganglion stellatum (*g.stell.*) an dessen ventralem Vorderrande ein, um es, und zwar breiter als beim Eintritt in dasselbe, am Hinterende wieder zu verlassen. Der äußere N.pallialis (*n.pall.ext.*), der bei *Stenoteuthis* und *Ommatostrephes* zunächst nur wenig breiter als der innere ist, läuft am Außenrande des Ganglions entlang, und zwar ventral

über die Ursprungsstellen der einzelnen vom Ganglion ausstrahlenden Mantelnerven hinweg; da er sich hierbei zugleich allmählich verbreitert, so ist sein Außenrand in seiner ganzen Erstreckung zwischen den einzelnen Mantelnerven von dorsal her hindurch zu sehen (vgl. Fig. 15). In der Höhe des Hinterrandes des Sternganglions verbreitert sich der äußere N. pallialis noch besonders stark, um sich dann, etwa eine Ganglionlänge reichlich weiter hinten, mit dem schmäleren inneren N. pallialis zu vereinigen.

Bei *Illex* scheint es, um nur die Abweichungen gegenüber vorstehender Schilderung hervorzuheben, auf den ersten Blick, als sei nur ein einfacher N. pallialis vorhanden; indessen läßt sich hier dasselbe Verhalten wie bei den andern Formen nachweisen. Allerdings liegen äußerer und innerer Pallialis, die hier vor dem Ganglion kaum eine verschiedene Stärke aufweisen, einander sowohl als auch der äußere dem Ganglion sehr dicht an (vgl. Fig. 17). An dessen Außenrand verstreicht der äußere N. pallialis auch hier ventral entlang, ohne aber, infolge seiner geringeren Breite, wie bei den andern Formen darüber hervorzuragen und also dorsal, wie z. B. in Fig. 17, sichtbar zu sein. Er vereinigt sich bei *Illex*, wiederum im Gegensatz zu *Stenoteuthis* und *Ommatostrephes*, mit dem inneren Pallialis nur wenig hinter dessen Austritt aus dem Sternganglion, wobei der N. pallialis internus sich auch hier stärker erweist als beim Eintritt ins Ganglion.

Der vereinigte Nervenstamm — das Folgende gilt wieder für alle drei Formen — läuft beiderseits am Rande des Schalensackes hinab und gibt noch einige wenige Äste an die Mantelmuskulatur ab. Anfangs wird er begleitet und teilweise sogar dorsal bedeckt von den hinteren der vom G. stellatum ausgehenden Mantelnerven (vgl. Fig. 15 u. 17). Kurz unterhalb des vorderen Flossenrandes gibt der N. pallialis einen mittelstarken Ast nach hinten ab, der, die bisherige Richtung des Pallialisstammes weiter einhaltend, sich mehrfach gabelt und mit seinen Verzweigungen die hinterste Mantelmuskulatur bis zur äußersten Spitze hinab versorgt (vgl. Fig. 15; er ist auch auf Fig. 16 deutlich ein kurzes Stück außen vom N. pallialis zu sehen). Der N. pallialis selber aber dringt als immer noch starker Stamm nach oben (dorsal) durch die Mantelmuskulatur hindurch, um als N. pinnalis (Fig. 15 *n.pinn.*) in die gewaltigen Flossen einzutreten. Zwischen deren beiden Muskelschichten, die sich unschwer voneinander trennen lassen, strahlen die zahlreichen Zweige des Flossennerven radiär aus; die einzelnen Strahlen bilden verschiedentlich Anastomosen. All dies veranschaulicht die beigegebene Photographie (Fig. 16), auf der übrigens auch die Eindrücke

der größeren Blutgefäße zu sehen sind. Diese verstreichen in der Flosse ungefähr gerade senkrecht zu den Ästen des Flossennerven, und zwar dorsal ihnen aufliegend.

In der Literatur wird die starke Innervation der Flosse überall hervorgehoben. HANCOCK spricht (S. 9) nicht unzutreffend von einer plötzlichen Teilung des Flossennerven in zahlreiche Äste, »which diverging go to all points of this powerful propelling instrument« (= Flosse). Bei POSSELT findet sich folgende anregende Betrachtung (S. 330): »Es kommt mir vor, ohne daß ich es indessen sicher sagen könnte, als ob der Teil (des N. pallialis nämlich, d. V.), der nicht in Verbindung steht mit den Ganglia stellata (also wohl der äußere Pallialis? d. V.), sich unwirksam verhielte, bis er sich der Wurzel der Flossen nähert, als ob er es gerade sei, der diese Organe mit Nerven versorgt, indem er zwei Zweige abgibt, die sich den Weg hinauf durch die Mantelmuskulatur bahnen, um sich in Fächerform zwischen den zwei Muskellagen in der Flosse zu verbreiten.«

APPELLÖF (1890, S. 10) schreibt: »Die Nerven (= Palliales, d. V.) teilen sich, sobald sie den vorderen Rand der Flosse erreicht haben, in mehrere Zweige, welche sich in diese verteilen. Doch setzt sich dem größten Teil der Flossen entlang ein Hauptstamm fort, von dem unterwegs ebenfalls Nerven ausstrahlen.« Dieses letztere Verhalten des Flossennerven bei *Chaunoteuthis* wird für *Veranya* gerade in Abrede gestellt. Der Flossennerv verzweigt sich da, wie bei unsren Formen, beim Eintritt in die Flosse »so, daß er nicht mehr den Hauptstamm erkennen läßt«. APPELLÖF (1889, S. 17) schließt hieran eine interessante Erörterung, auf die ich nur hinweisen kann, darüber an, »daß die Lage der Flossen den Verlauf und die Verzweigungsart des Nervus pallialis beeinflußt« (S. 18). Er scheint mir darin mit Unrecht das Verhalten des Flossennerven von *Veranya* und *Inioteuthis* (diese Form nach WÜLKER [1910, S. 9] synonym mit *Euprymna* STEENSTRUP 1887, einem Myopsiden) in Gegensatz zu bringen mit dem von *Sepia*, wenigstens glaube ich seine Schilderung vom Verlaufe dieses Nerven bei jenen beiden Formen auf ein ganz ähnliches Verhalten deuten zu müssen, wie es HILLIG (1912, S. 774; Textfig. 6, Taf. XXXIV, Fig. 9 *n.pinn.*) sehr schön für *Sepia* zur Darstellung bringt.

Bezüglich der Lage der beiden *G.* stellata, die unter dem Namen »Sternganglien« entschieden die bekanntesten Ganglien des ganzen Nervensystems der Cephalopoden sind, ist zu bemerken, daß sie beim (ventralen) Eröffnen des Mantels ohne weiteres in dem Winkel, den dieser mit der Körperwandung bildet, auffallen. Sie schimmern durch

eine sie bedeckende Membran hindurch und liegen, wie auch HANCOCK und POSSELT hervorheben, dem Schalensack seitlich an (vgl. Fig. 17). Dabei beträgt ihre Entfernung vom dorsalen vorderen Mantelrand etwa das Zwei- bis Dreifache ihres gegenseitigen Abstandes. Die Gestalt dieser Ganglien ist in allen Fällen als länglich-oval zu bezeichnen. Das Mantelganglion von *Illex* (Fig. 17 *g.stell.*) weist etwas gerundetere Formen auf als das der beiden andern Species (Fig. 15 *g.stell.*), wo es mehr einen flächenhaften, dorsoventral zusammengedrückten Eindruck macht.

Die Zahl der von einem jeden Mantelganglion ausstrahlenden Nerven beträgt bei *Illex* sieben oder acht, bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* meist zwölf oder noch einige mehr. Sie entspringen bei *Illex* nicht wie bei den zwei andern Formen einfach vom Außenrande des Sternganglions (Fig. 15), sondern von seiner Dorsalfläche, geradezu auf deren Längsmittellinie, wie das deutlich auf meiner Abbildung (Fig. 17) zu sehen ist. Ihre Wurzel wird bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis*, wie erwähnt (S. 353), ventral verdeckt durch den sich breit darüber hinziehenden äußeren N. pallialis = N. pallialis externus (Fig. 15 *n.pall.ext.*). Nach ihrem Ursprung aus dem G. stellatum dringen bei allen drei Formen die Mantelnerven nicht sofort in die Mantelmuskulatur ein, sondern laufen unter der schon erwähnten Membran, die sie samt dem Ganglion selbst bedeckt, erst ein Stück auf dem Mantel hin. Hierdurch ist ja eben der Name »Stern-« oder »Strahlenganglion« verursacht. Für *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* ist zu vermerken, daß diese »Strahlen« eine ziemlich breit bandförmige Gestalt zeigen, beim Eindringen in die Muskulatur aber unvermittelt eine rundliche Form annehmen. Derselbe plötzliche Wechsel in der äußeren Gestaltung wurde, woran hier erinnert sei, auch an einzelnen Gehirnnerven (Taf. IV *n.ophth.inf.*, *ram.orb.n.retr.cap.lat.*) bei ihrem Durchtritt durch Knorpel beobachtet. Übrigens laufen die hintersten der vom Sternganglion entspringenden Nerven sehr weit auf dem Mantel nach hinten, ehe sie in ihn eindringen. Bei ihrem Verlaufe in seiner außerordentlich starken Muskelschicht sind sie deren innerer Oberfläche weit mehr genähert als der äußeren (vgl. Fig. 17). Bei *Stenoteuthis* bilden sie dabei einige Anastomosen (vgl. Fig. 15).

Die beträchtliche Stärke der N. palliales läßt erwarten, daß ihnen von den Autoren genügende Beachtung geschenkt worden ist. Allenthalben werden sie denn auch als kräftige, wohl entwickelte Stämme beschrieben, wenn auch nicht immer unter obigem Namen. So spricht HANCOCK (S. 9) von ihnen als einer »stout commissure« zwischen G. stellatum und G. viscerale.

Besonders interessant ist es, die Angaben der Forscher hinsichtlich des Verhaltens des N. pallialis zum G. stellatum zu verfolgen. HANCOCK sagt darüber im Text zwar nichts, aus seiner Zeichnung (pl. I, fig. 1) ist aber mit aller Deutlichkeit das Vorhandensein eines inneren und äußeren Pallialis zu ersehen. Das Bemerkenswerte und mit meinen Befunden Übereinstimmende dabei ist, daß der innere Pallialis die Verbindung mit dem Stellarganglion herstellt, während der äußere ventral frei darüber hinwegzieht. POSSELT will offenbar dasselbe Verhalten kennzeichnen, wenn er (S. 329) schreibt: »Die Hauptstämme (= N. palliales, d. V.) verhalten sich nun sehr eigentümlich, indem sie sich in zwei Zweige teilen, der eine geht herunter zu den großen G. stellata, während der andere unter diesen hinläuft, um sich wieder an den ersten Zweig oder besser an den vom Hinterrande des Ganglions ausgehenden großen Mantelnerv anzuschließen.« Nach APPELLÖF tritt sowohl bei *Chaunoteuthis* als bei *Veranya* nicht der innere, sondern umgekehrt der äußere N. pallialis mit dem G. stellatum in Verbindung, wie das auch HILLIG (S. 773; Textfig. 6) für *Sepia* beschreibt. Bei *Chaunoteuthis* ist nach APPELLÖFS Abbildung (Pl. IV, Fig. 13) der innere Pallialis wesentlich stärker als der äußere. Bei *Veranya* scheinen ganz die Verhältnisse, wie sie oben (S. 354) für *Illex* angeführt wurden, vorzuliegen, nur eben mit dem großen Unterschiede, daß die Rollen des inneren und äußeren Pallialis vertauscht sind; es heißt darüber bei APPELLÖF (1889, S. 17): »Die Spaltung des Nerven (= N. pallialis, d. V.) unmittelbar vor dem oberen Ende des Ganglions in einen äußeren und einen inneren Ast kommt auch bei *Veranya* wie bei den meisten übrigen Oegopsiden vor, ist aber wenig bemerkbar. Doch geht vom Nervenstamm ein Zweig ab, der sich als äußerer Ast zum oberen Ende des Ganglions fortsetzt, während sich der Hauptnervenstamm als innerer Ast auf der Unterseite des Ganglions hinzieht. Eine wirkliche Spaltung des Nerven ist also auch bei *Veranya* durchgeführt; nur sind die beiden Zweige noch so wenig voneinander getrennt, daß das Ganglion auf dem inneren von diesen ruht«, ebenso, kann ich hinzufügen, wie es bei meinen drei Formen mehr oder weniger dem äußeren N. pallialis dorsal aufliegt (vgl. Fig. 14).

Für *Chiroteuthis imperator* wird von CHUN (S. 272) hervorgehoben — und ich kann dem nach der kurzen Einsichtnahme, die mir gestattet war, nur beipflichten —, »daß das G. stellatum sich nicht von dem Hauptstamm des N. pallialis losgelöst hat«. BROCKS eigenartige Skizzen von den bezüglichen Verhältnissen bei *Ommatostrephes sagittatus* und *Ommatostrephes todarus* (1880, Taf. XI, Fig. 7 *B* u. *C*) sind

wohl nach den in der Erklärung der Abbildungen beigefügten Bemerkungen (S. 112, Fig. 7 *A*, *B*) mit einigem Mißtrauen zu betrachten. Ich entnehme ihnen und dem zugehörigen Text (S. 226) nur soviel, daß auch Brock den äußeren Pallialis die Verbindung mit dem Stellarganglion herstellen läßt und verweise demgegenüber nochmals auf meine Bestätigung dessen, was Hancock bereits ermittelt hat, daß nämlich umgekehrt der innere Pallialis die Verbindung mit dem Mantelganglion bewirkt und der äußere Pallialis derjenige ist, »which passes freely under that centre« (Hancock, S. 9). Der Vollständigkeit halber sei angeführt, daß Brock den Durchtritt der Palliales durch die muskulöse Leberkapsel, den wir oben (S. 353) besprachen, ausdrücklich erwähnt für *Enoploteuthis* (1880, S. 198), *Onychoteuthis* (S. 199) und seine beiden *Ommastrephes*-Arten (S. 200).

Weiss (1888) bringt eine belanglose Bemerkung über den N. pallialis von *Chiroteuthis Veranyi* (S. 80) und von *Doratopsis vermicularis* (S. 92). Endlich gehört hierher die einzige auf das Nervensystem der Oegopsiden bezügliche Notiz aus der Arbeit von Wülker (1910, S. 46). Sie betrifft die beiden Pallialnerven von *Teleoteuthis caribaea*, die »kurz nach ihrem Austritt aus dem Gehirn so nahe an die Drüse (= abdominale Speicheldrüse, d. V.) heranrücken, daß sie jederseits eine tief einschneidende Furche an ihrem Vorderrand verursachen (Taf. V, Fig. 48 *n.pall.*)«.

Die früheren Angaben über die Lage des G. stellatum — es wurde auf solche Hancocks und Posselts schon (S. 356) hingedeutet — enthalten weder eigentliche Unrichtigkeiten noch nennenswerte Besonderheiten. Brock (1880, S. 226) läßt sich ganz kurz aus über seine (des G. stell.) »Überwanderung vom Eingeweidesack auf den Mantel«. Bezüglich seiner Form lesen wir bei Hancock (S. 9) von »stellate ganglions . . . large, depressed and irregularly ovate«, eine Beschreibung, die eigentlich ganz gut mit meiner obigen (S. 356) zusammenstimmt. Indessen ist auf Hancocks Zeichnung (pl. I, fig. 1) das Ganglion entschieden zu kurz und vorn zu breit geraten. Das von *Chaunoteuthis* (Appellöf 1890, Pl. IV, Fig. 13) macht einen sehr eckig-schiefen Eindruck. Etwas absonderlich in ihrer Verteilung nehmen sich auch die von ihm ausstrahlenden Mantelnerven aus, deren man auf der Figur etwa sieben zählt; in dem einen von ihnen, der sich in drei Zweige teilt, die sich andern Zweigen anlegen, vermute ich allerdings stark ein Blutgefäß, das ich in diesem Bereiche regelmäßig beobachten konnte. Möglicherweise soll der in dieser Zeichnung an der inneren Vorderecke, neben dem äußeren N. pallialis ins Ganglion eintretende Ast die Stellar-

commissur darstellen; es findet sich darüber leider keine Angabe. Ohne Erläuterung bleibt auch der schwache kurze Ast, der vom Innenrande des Ganglions nach dem Außenrande des inneren Pallialis hin eingezeichnet ist. Vielleicht darf man ihn als einen Zweig deuten ähnlich denen, die Hillig etwa in der Vierzahl vom Innenrande des Ganglions bei *Sepia* abgehend findet. Derartige dünne Nervenfäden habe übrigens ich selbst nie feststellen können, ebensowenig Zweige von der Dorsalfläche des Sternganglions an die anliegende Mantelmuskulatur, deren Hillig (S. 774) sieben bis acht zählt. An eigentlichen Strahlen des Sternganglions werden von ihm bei *Sepia* 20—25 nachgewiesen (S. 773; Taf. XXXIV, Fig. 9). Hancock spricht nur von »numerous nerves« (S. 9), die vom Ganglionaußenrand radiär ausgehen. Auf seiner Zeichnung (pl. I, fig. 1) finden sich ungefähr acht solche Mantelnerven. Posselt (S. 329) gibt ihre Zahl richtiger auf »über 10« an. Chun bezeichnet bei *Chiroteuthis* fünf bis sechs dünne Fäden (Fig. XLI, Fig. 3), ein Befund, den ich wiederum aus eigner Anschauung bestätigen kann.

Bei Brock (1880, S. 227) allein glaube ich einen Vermerk über die von mir ausdrücklich hervorgehobene Tatsache zu finden, daß die vom G. stellatum ausstrahlenden Nerven nicht sofort in die Mantelmuskulatur eindringen, sondern erst ein Stück darauf hin laufen. Brock spricht allerdings nur von der »Entfernung . . .. welche der N. pallialis hinter dem Ganglion noch zurückzulegen hat, ehe er sich in das Fleisch des Mantels senkt. Bei den Oegopsiden ist dieses Stück am längsten«.

Um nochmals auf Hancocks Zeichnung (pl. I, fig. 1) zurückzukommen, so läßt diese eine Andeutung des von mir beschriebenen plötzlichen Wechsels der Gestalt vermissen, den die »Strahlen« beim Eindringen in die Mantelmuskulatur aufweisen. Den äußeren Pallialis zeichnet Hancock während des Verlaufs (ventral) unter und hinter dem Ganglion viel zu schmal, bedeckt er doch nach meinen Befunden als ein breites dünnes Band die ganze äußere Ganglionhälfte und außerdem, wie erwähnt, die Wurzeln der ausstrahlenden Nerven. Nicht beobachtet habe ich jemals eine, wenn auch noch so geringfügige Spaltung des inneren Pallialis bei seinem Austritt am Hinterende des Ganglions, wie sie Hancock mit ein paar feinen Strichen auf seiner Zeichnung angibt. Bei *Sepia* freilich ist dieses distale Stück des N. pallialis, und zwar hier des äußeren, nach Hilligs Darstellung (S. 774; Textfig. 6, Fig. 9) durch zwei völlig getrennte Stränge, Commissuren genannt, ersetzt.

Nur gelegentlich einmal gestreift wurde in der bisherigen Erörterung die Commissur der Stellarganglien. Sie findet sich bei allen drei

untersuchten Formen mit dem Unterschiede, daß sie bei *Illex* verhältnismäßig breiter ausgebildet ist als bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* (Fig. 15, 17 *c.stell.*). Ausgespannt zwischen dem vorderen Innenrand der beiden G. stellata verläuft sie unter, deutlicher ausgedrückt, ventral vom Schalensack (= cyst inclosing the pen Hancock, S. 9) hinweg, dessen Wandung hier sehr stark muskulös ist. Die Mitte des Vorderrandes der Stellarcommissur kommt dabei unter das Hinterende des langgestreckten Nackenknorpels (cart. nuch.) zu liegen. Die angeführten Lagebeziehungen dürften aus meiner Fig. 17 leicht ersichtlich sein.

Hancock hat diese Verhältnisse der Stellarcommissur schon recht zutreffend dargestellt (S. 9; pl. I, fig. 1 *i*), bis vielleicht auf einen Punkt, den bereits Posselt herausgreift, indem er ganz richtig bemerkt (S. 329), daß die Stellarcommissur in Wirklichkeit viel schwächer sei als sie Hancock zeichnet. Er macht außerdem schon auf ihre Lagebeziehung zum Nackenknorpel aufmerksam. Appellöf vermerkt für *Chaunoteuthis* eine »ziemlich starke« (1890, S. 10), für *Veranya* (1889, S. 17) eine »ziemlich feine« Stellarcommissur. Bei *Chiroteuthis* ist sie nach Chuns Darstellung (Taf. XLI, Fig. 3) — und ich durfte mich selbst davon überzeugen — von mittlerer Stärke. Endlich bei *Sepia* fehlt eine Commissura stellaris vollkommen.

Nachzutragen ist, daß Brock (1880, S. 228) bei sämtlichen von ihm untersuchten Oegopsiden die Stellarcommissur gefunden hat außer bei *Onychoteuthis*; hier kann er aber bei der schlechten Beschaffenheit seines Materials ihr Vorhandensein auch nicht sicher in Abrede stellen. Unzweifelhaft nachgewiesen hat er sie also (nach der Zusammenstellung der von ihm untersuchten Formen auf S. 7 seiner Abhandlung) bei folgenden Oegopsiden:

Chiroteuthis Veranyi Fér.,
Enoploteuthis Owenii Vér.,
Ommastrephes todarus d'Orb.,
Ommastrephes sagittatus d'Orb.,
Sepioteuthis mauritiana Rüpp.

Für *Enoploteuthis* erwähnt Brock (S. 198) noch besonders den Durchtritt der Stellarcommissur zwischen einer nur bei dieser Form vorhandenen muskulösen Nackenverbindung (zwischen Kopf und Mantel) und dem Retractor capitis medianus.

Bei *Chiroteuthis* Vér. hat auch Weiss (1888) nach der Stellarcommissur gesucht, sie aber nicht gefunden (S. 80 u. 92). Dagegen hat er eine starke Commissur bei *Histioteuthis* (S. 92) nachgewiesen.

Betreffs *Thysanoteuthis* verweist er auf VIGELIUS. Die wenigen Zeilen, die dieser Autor dem gesamten Nervensystem des genannten Oegopsiden widmet, sei mir im Wortlaut anzuführen gestattet (VIGELIUS 1881, S. 152): »Über das Nervensystem und die Sinnesorgane (von *Thysanoteuthis rhombus*, d. V.) kann ich leider nur sehr wenig berichten. Die beiden G. stellata liegen symmetrisch im Rückenteil des Mantels ungefähr in der Höhe, wo der letztere mit dem Nacken zusammenhängt. Sie haben eine längliche, schmale Gestalt, senden nach außen zahlreiche Nerven ab, welche den Mantel innervieren, und entbehren der sie verbindenden Quercommissur, welche bei andern Oegopsidengattungen nachgewiesen worden ist (z. B. von HANCOCK bei *Ommastrephes todarus*). Die zwei Hauptnerven des Mantels, welche den visceralen Teil des Gehirns mit den oben genannten Ganglien vereinigen und sich an deren Bildung wesentlich beteiligen, sind sehr lang und kräftig entwickelt.«

Schließlich sei mit einem Passus aus HUXLEY und PELSENEER (1895, S. 18) auf die Versuche hingewiesen, die phylogenetische Entstehung eines Gebildes wie der Stellarcommissur zu erklären; es heißt da: »This union of the two primitive pallial nerves (= Stellarcommissur von *Spirula*, d. V.) explains the origin of the 'commissure' of the stellate ganglia, so well developed in all the Oegopsids, already reduced in *Loligo*, and still more so in the adult *Sepiola* (better marked in the embryos), and finally disappearing in the Sepiidae and Octopods«.

14. Nervus collaris.

Dieser Nerv (Fig. 14; 1 u. Taf. IV *n.coll.*) nimmt dorsal, ein wenig seitlich außen am N. pallialis, vom Visceralganglion seinen Ursprung. Mit dem Pallialis zusammen tritt er durch die große hintere Öffnung im Schädelknorpel aus, um sich nach kurzem Verlaufe mit einigen Verzweigungen in der an der Hinterseite des Schädels ansetzenden Muskulatur zu verlieren. Rückblickend sei erwähnt, daß dieselbe Muskulatur etwas dorsaler und mehr nach außen zu von Zweigen des N. postorbitalis (vgl. S. 317), ventraler außen aber von den Nervi retractoris capitis lateralis versorgt wird (vgl. S. 329).

In diesem seitlichen Kopfrückziehmuskel wurden auch die Zweige des N. collaris verfolgt. Daß sie außerdem die Masse des Retractor capitis medianus und die Collarismuskulatur innervieren, muß man als höchstwahrscheinlich annehmen. Dieser letztere Umstand war für mich bestimmend, den von HILLIG (S. 776) für diesen Nerven in Vorschlag gebrachten Namen Nervus collaris zu übernehmen an Stelle des bei älteren Autoren gebräuchlichen ziemlich nichtssagenden Namens

N. accessorius pallialis. HILLIG hat den Nerven in der Collarismuskulatur bis fast zum Trichterschließknorpel verfolgen können, er ist bei *Sepia* (HILLIG, Tafelfig. 7, 8, 9 *n.coll.*) überhaupt viel stärker entwickelt. Trotz dieser etlichen Verschiedenheiten muß aber wohl der N. collaris von *Sepia*, insbesondere im Hinblick auf seinen ganz gleichartigen Ursprung vom G. viscerale, als mit dem gleichnamigen Nerven meiner Formen durchaus identisch betrachtet werden.

HANCOCK beschreibt und zeichnet einen Nerven (S. 8; pl. I. fig. 1 *u*), der vom N. pallialis bald nach dessen Ursprung abgeht und der »passes off almost immediately to the muscles of the mantle a short way behind the head«. Das Wort »mantle« muß zunächst Bedenken erregen, diesen Zweig HANCOCKS unserm N. collaris gleichzusetzen, denn mit dem eigentlichen Mantel hat dieser ja gar nichts zu tun. HANCOCK selbst beseitigt hier jede Unklarheit, indem er bei der Beschreibung des nächsten Astes des Pallialisstammes zu dem Worte »mantle« ausdrücklich in Parenthese hinzufügt: »the membrane investing the viscera«. Diesen erklärenden Zusatz kann man aber unbedenklich auf die muskulöse Leberkapsel beziehen, wodurch obige Annahme gesichert sein dürfte. Auch HILLIG (S. 775) vermutet übrigens Identität dieses HANCOCKschen Zweiges (*u*) des N. pallialis mit dem N. collaris. Ein entsprechender Nerv wird außer von HANCOCK bei Oegopsiden nur noch von POSSELT (S. 329) angeführt, bei dem es sich aber offenbar um eine bloße Wiedergabe des von HANCOCK ermittelten Befundes handelt.

15. Nervus hepaticus.

Dieser Lebernerv (Fig. 14; 1, 15 u. Taf. IV *n.hep.*) ist der ventrale und schwächere der beiden unmittelbar neben dem Pallialisstamm im Visceralganglion wurzelnden Nerven. Er gewinnt in derselben Weise, wie das für den N. collaris angeführt wurde, den Austritt aus der knorpeligen Gehirnkapsel. Es verlassen also, um es kurz zusammenzufassen, mit den das Hirn durchsetzenden Organen zusammen den Schädelknorpel durch seine hintere kreisförmige Öffnung hindurch folgende vier Nerven: N. visceralis (S. 330), N. pallialis (S. 353), N. collaris (S. 361) und N. hepaticus.

Der Lebernerv läuft nach seinem Ursprunge ventral vom Pallialis auch weiterhin ventral zu ihm bzw. an seinem Außenrande über die vorderste schräge Seitenfläche der Leber hin (Fig. 14). Etwa gerade unter dem Knorpelstück, an dessen Hinterrande der N. pallialis die muskulöse Leberkapsel, genauer gesagt das innere Collarisblatt (vgl.

S. 353 und Fig. 17) nach außen durchsetzt — es ist der sogenannte Pallialisknorpel — unter diesem also teilt sich der N. hepaticus in mehrere Zweige, die bis auf einen jederseits alle nach kurzem Verlaufe in die muskulöse Leberhülle an deren der Leber unmittelbar aufliegender Innenfläche eintreten, um sie zu innervieren. Man kann diese Verzweigungen des N. hepaticus füglich als Leberhüllnerven bezeichnen; auf Fig. 14 sind sie wenig oberhalb des Querschnittes der stark muskulösen Leberkapsel deutlich bei näherem Zusehen zu erkennen, ebenso sind sie in Fig. 15 eingezeichnet.

Der Zweig aber, der sich mitunter schon ziemlich weit vorn von den Leberhüllnerven abtrennt, läuft auf der Dorsalfläche der Leber schräg nach hinten innen und gelangt unter der Stellarcommissur (Fig. 15 *c.stell.*) ventral hinweg zur Aorta anterior (*aort.ant.*), die neben dem Oesophagus (*oes.*) in einer rinnenförmigen Einsenkung der dorsalen Leberoberfläche verläuft. Rechter und linker diesbezüglicher Nervenzweig vereinigen sich nun auf der dorsalen Wandung dieses Gefäßes und laufen darauf als ein unpaarer Strang weiter nach hinten. Dieser dringt mit der von der Aorta anterior ventral sich abzweigenden Arteria hepatica (*art.hep.*) in die Leber ein, um mit seinen Verzweigungen eine Innervierung der Gefäße des ganzen oberen (= vorderen) Leberabschnittes zu bewirken; die des hinteren werden, wie sich später zeigen wird (S. 392) vom Magenganglion aus mit Nerven versorgt.

Der von mir so benannte N. hepaticus ist unbedenklich gleichzusetzen einem Nerven Hancocks, den dieser außer dem schon besprochenen ersten und, wie wir sahen (S. 362), unserm N. collaris entsprechenden Zweige vom Pallialisstamm abgehen läßt. Zum Verständnis der folgenden Erörterung halte ich es für angebracht, die in Betracht kommende Stelle aus Hancock im Wortlaute anzuführen, sie heißt (S. 8): »A little further down another branch (pl. I, fig. 1 *u''*) is given off, which dividing into two portions, sends one of them to the mantle — the membrane investing the viscera (vgl. S. 332 u. 362, d. V.). The other (*w*) which is the larger, becomes attached to the anterior aorta; and after supplying this great vascular trunk with numerous twigs, follows a branch of it into the liver, where it was lost. This is the course of this nerve on the right side. A similar nerve (*w'*), from the cord of the left side, is also applied to the aorta; but how it terminates, was not ascertained.«

In dem Zweige *u''*, den Hancock nur rechtsseitig beobachtet, erkennen wir unsre Verzweigungen des N. hepaticus an die muskulöse Leberkapsel, die Leberhüllnerven, wieder. Die beiden Äste *w* und *w'*

entsprechen vollkommen unserm rechten und linken Aortazweig. Eine Vereinigung dieser beiden zu einem unpaaren Strang hat Hancock nicht festgestellt: er verfolgt zudem nur den Zweig *w* bis in die Leber, und zwar erfolgt sein Eintritt in diese der Abbildung (pl. I, fig. 1) nach erst merkwürdig weit hinten. Daß die Aorta anterior von diesem Nerven mit zahlreichen Zweigen versorgt werde, wie es Hancock angibt, konnte ich niemals feststellen. Ebensowenig ist nach meinen Befunden der Zweig an die Aorta (*H.* *w*. u. *w'*) in allen Fällen stärker als der an die Leberhülle (*H.* *w''*) verstreichende, wiewohl das auch (S. 329) Posselt behauptet. Dieser stimmt mit Hancock auch insofern überein, als er alle diese Nervenäste vom Pallialisstamm abgehend beschreibt. Die Aortazweige hat er aber nicht einmal so weit wie sein Vorgänger Hancock verfolgen können.

Im übrigen finden sich in der Literatur Angaben über einen dem N. hepaticus entsprechenden Nerven noch mehrfach (für nichtoegopside Formen). Hillig beschreibt einen Nervus retractoris capitis posterior (S. 772; Textfig. 6, Tafelfig. 7, 9 *n.retr.cap.post.*), der den Zweigen unsers N. hepaticus an die muskulöse Leberkapsel, die ja von den Kopfretractoren gebildet wird, zu entsprechen scheint; er ist, wie ich das schon beim N. collaris hervorheben mußte, bei *Sepia* ansehnlicher entwickelt als bei meinen drei Formen. In den beiden kurzen Ästen dieses Nerven, die Hillig in seiner Tafelfig. 9 nach innen zu einzeichnet, leider ohne ihrer irgendwie Erwähnung zu tun, kann man vielleicht Ansätze zu den von mir festgestellten Zweigen des N. hepaticus an die Aorta — die sie freilich nicht innervieren — vermuten.

16. u. 17. Nervus infundibuli posterior und Nervus venae cavae anterior.

Der kleine oder hintere Trichternerv (Fig. 14; 1, 9 u. Taf. IV *n.infd.post.*) entspringt von der unteren Hinterecke des G. viscerale gerade unter dem N. pallialis. Er durchsetzt schräg nach hinten unten eben noch eine kurze Strecke die obere seitliche Hinterwand des Statocystenknorpels; in Fig. 1 ist der hintere Trichternerv aus diesem Knorpel vollständig freigelegt, um seine bei *Illex* verhältnismäßig besonders breite Wurzel im Visceralganglion zur Anschauung zu bringen.

Was nun zunächst *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* anbelangt, so streicht dieser hintere Trichternerv als ein drehrunder, recht ansehnlicher Strang weiterhin noch ein ganzes Stück unverzweigt über den vordersten ventralen Zipfel der Leber hinweg, in den er bei *Stenoteuthis* eine deutliche Rinne einschneidet (Fig. 14). Hierauf gabelt er

sich. Ein innerer, bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* ziemlich kurzer Ast steigt hinab zur Vena cava, es ist der Nervus venae cavae anterior (Fig. 14; 9 u. Taf. IV *n.ven.cav.ant.*). Dieser Nervenast geht bei *Illex* vom hinteren Trichternerven, dessen Stärke hier weniger beträchtlich ist, wesentlich weiter oben, gleich nach dessen Austritt aus dem Knorpel ab. Hinter seiner Abzweigungsstelle zeigt sich der Trichternerv selbst gewöhnlich etwas bandförmig verbreitert (vgl. Fig. 1 *n.infd.post.* und *n.ven.cav.ant.*).

Bei allen drei Formen löst sich der Nervus venae cavae anterior an der dorsal-seitlichen Wandung der Vena cava in zahlreiche Fäden auf, die sich auf diesem mächtigen Gefäßrohr gleichmäßig nach vorn und hinten verteilen.

Der N. infundibuli posterior zieht in leichtem Bogen nach außen zur Dorsalfläche des Trichters hinab und gibt hier zunächst einen sehr feinen Zweig ab, der in gerader Richtung nach unten die dorsale Muskelschicht des Trichters durchsetzt. Diese versorgt er bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* auch noch mit ein bis zwei Fäden, vor allem aber tritt er in das mittlere (dorsale) Feld der Trichterdrüse ein, um dieses zu innervieren. Bei *Ommatostrephes* wurden einmal auf einer Seite zwei solcher Ästchen an das mittlere Trichterorgan beobachtet; bei *Stenoteuthis* fand sich dieses das eine Mal durch einen Zweig des N. venae cavae anterior versorgt (Fig. 9 *trm.* [links]).

Nach Abgabe des Nerven (*trm.*) an den mittleren Bezirk der Trichterdrüse verstreicht der Nervus infundibuli posterior in beinahe rechtem Winkel zu seinem bisherigen Verlaufe ungefähr horizontal auf der Dorsalseite der Trichterbasis weiter nach seitwärts außen. In derselben Richtung sendet er einen Zweig an den Trichterkragen, nahe dem Vorderrande des Trichterknorpels (*Tkv.*), der als Ramus collaris (Fig. 9 u. Taf. IV *ram.coll.*) bezeichnet sei, während der Hauptstamm dieses Trichternerven nach außen unten an die Seitenwand des Trichters umbiegt. Hier innerviert er unter vielfacher Verästelung die seitliche hintere Trichterwand, insbesondere auch das starke, unter dem Trichterknorpel gelegene Muskelpolster. Ganz besonders bemerkenswert ist nun noch, daß — bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* — einer der Zweige der seitlichen Trichterwand diese durchdringt und in das seitliche Trichterorgan eintritt, um dieses mit seinen feinen Verzweigungen zu innervieren (Fig. 9 u. Taf. IV *trs.*). Bei *Illex* scheint nicht ein einzelner, sondern jederseits mehrere sehr feine Nervenästchen von verschiedenen Stellen aus die Innervierung des seitlichen Bezirks der Trichterdrüse zu übernehmen. Auch wurden bei *Illex* die Zweige des N. infundibuli

posterior weniger unter dem vorderen Teil des Trichterknorpels, wie bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis*, als mehr nach dem hinteren Rande dieses Knorpels zu (Fig. 14; 9 *Tkh.*) beobachtet.

Hancock beschreibt den hinteren Trichternerven nicht unter diesem Namen, es heißt bei ihm (S. 8): »Close to the root of the great nervous cord (= N. pallialis, d. V.), on the inner side, another pair of nerves (*g'*) leaves the branchial ganglions (= seitliche Teile des G. viscerale, vgl. S. 303 meines Textes!). These nerves go to the muscles forming the sides of the mantle in front, and to the posterior portion of the funnel.« Unter »mantle« versteht hier Hancock natürlich genau so wie ein paar Zeilen vorher — wir mußten auf diesen erklärenden Zusatz schon zweimal bezugnehmen (S. 332 u. 362) — »the membrane investing the viscera«. Er hat also offenbar schon ganz richtig die Innervierung des Trichterkragens und des hinteren seitlichen Trichterabschnittes beobachtet; nur von einer Versorgung der Vena cava lesen wir bei ihm nichts, wie wir eine solche ja auch schon beim N. visceralis (S. 333) vermissen mußten. Hancock hat also seltsamerweise gar keine Innervierung dieses großen Gefäßes festgestellt. Daß ich andererseits seiner Angabe über eine Innervation der Aorta anterior nicht beipflichten kann (vgl. S. 364), sei nochmals betont.

Posselt berichtet von jederseits zwei, den N. palliales gegenüber verhältnismäßig schwachen Nerven, die »den hintersten Teil des Trichters versorgen« (S. 329). Man könnte aus dieser Erwähnung zweier Nerven auf jeder Seite vermuten, daß er auch eine Innervierung der Vena cava ermittelt habe, indessen ist davon im Text mit keinem Wort die Rede.

Appellöf beschreibt keinen Nerven, der mit den hier in Frage stehenden in Vergleich zu setzen wäre. Bei *Chiroteuthis* ist nach Chuns Feststellungen ein hinterer Trichternerv oder ein besonderer N. venae cavae nicht vorhanden; die Vena cava wird dafür vom großen (vorderen) Trichternerven aus versorgt, worauf wir bei diesem schon zu sprechen kamen (S. 325). Hillig beschreibt für *Sepia* (S. 777—778; Textfig. 7, Tafelfig. 7, 8 *n.infd.post.* und *n.ven.cav.ant.*) zwei völlig den unsern entsprechende Nerven, nur entspringen hier N.infundibuli posterior und N.venae cavae anterior vollkommen getrennt vom G. viscerale, ein Verhalten, das bei *Illex* durch die (S. 365) erwähnte frühzeitige Abspaltung des Vena cava-Astes vom hinteren Trichternerven gewissermaßen angebahnt ist.

Eine Innervierung der Trichterdrüse war, so weit ich unterrichtet bin, bislang nicht angegeben worden. Weiss (1888, Taf. VIII, Fig. 2;

Taf. IX, Fig. 8; Taf. X, Fig. 4, 10 *l.p.* u. *c.p.*) bildet die Trichterdrüse zwar mehrmals ab, wobei sich die seitlichen und der mittlere Drüsenbezirk als »lateral pads« und als »central pads of Verills organ« vermerkt finden, er erwähnt aber nirgends eine Innervation. Dasselbe gilt von CHUN (S. 243; Taf. XLII, Fig. 1 *org.inf.* 1, 2).

Nerven des Ganglion brachiale.

18. Nervi brachiales und Nervus tentacularis.

Die Armnerven (Fig. 3, 4 u. Taf. IV *n.brach.* 1, 2, 3, 4; *n.tent.*) entspringen vom Vorderrande des G. brachiale jederseits in der Fünfzahl, und zwar der erste (dorsale), zweite und dritte als breite Bänder, der Tentakelnerv und der Nerv des vierten, des Baucharmes als dicke runde Stämme. Bei einem *Ommatostrephes*-Exemplar war allerdings auch der Tentakelnerv mehr bandförmig entwickelt, er zeigte fast die doppelte Breite des vierten Armnerven, der hier allein noch drehrund war. Die größte Breite erreicht bei allen drei Formen der dritte Armnerv, und zwar etwa in der Mitte seines Verlaufs vom G. brachiale zur Armbasis.

Erwähnt mag hier werden, daß diese außerordentlich breiten Bänder nicht allzu selten eine ganze Strecke weit (längs-)gespalten sind. Was übrigens die ausgeprägte Bandform des ersten bis dritten Armnerven betrifft, so darf man darin wohl nicht mit Unrecht eine Anpassung an die beschränkten Raumverhältnisse, eine gewisse Raumökonomie vermuten. Man denke nur an die gewaltig entwickelten Augen und den umfangreichen Schlundkopf, zwischen denen hindurch die Gruppe der Armvenen ihren Weg nehmen muß. Die Tatsache, daß Tentakel- und Baucharmnerv rundlich gestaltet sind, kann diese Ansicht nur stützen; diese beiden Stränge haben eben als die ausgesprochen ventral verlaufenden genügend Raum zwischen den beiden Augenbulben.

CHUN vermerkt für *Chiroteuthis* ausdrücklich, und auf Grund der angestellten Nachuntersuchung kann ich dem durchaus beitreten, daß der Tentakelnerv sich vom vierten Armnerven abzweigt. Außerdem zeichnet er ersteren bedeutend schwächer als letzteren. Beides trifft bei meinen Formen nicht zu. Was zunächst die Stärke von Tentakel- und Baucharmnerv anbelangt, so ist bei *Illex* zwischen beiden kaum ein Unterschied festzustellen, bei den andern Formen aber ist meist umgekehrt der Tentakelnerv stärker als der vierte Armnerv (vgl. Fig. 3 u. Taf. IV). Bei *Chiroteuthis imperator* ist ja die geringe Stärke des Tentakelnerven (Fig. 18 *n.tent.*) ohne weiteres bedingt durch die außergewöhnliche Schlankheit der bei dieser Form so gewaltig in die Länge

gestreckten Greifarme (CHUN 1910, Taf. XXXVIII). Betreffs des andern Punktes, Abzweigung des Tentakelnerven vom vierten (= ventralen) Armnerven, kann ich bemerken, daß auch bei meinen Formen diese beiden Nerven im Gegensatz zu den andern eine Strecke weit miteinander verbunden sind. Aber diese Verbindung wird hier rein äußerlich durch Bindegewebe bewirkt, beide Nerven entspringen dabei vollkommen getrennt, wenn auch dicht nebeneinander, von der Mitte des ventralen Vorderrandes des Armganglions (Fig. 3 *n.tent.* und *n.brach.*$_4$).

Hiermit bestätige ich die Angaben HANCOCKS (S. 2) und auch POSSELTS; dieser schreibt (S. 327): »Das erste flach gedrückte spatelförmige Ganglion suboesophageale anterius (= G. brachiale, d. V.) entsendet nach vorn vier Paar Armnerven und ein Paar nach den Tentakeln. Die letzteren gehen ein Stück mit den Baucharmnerven zusammen und trennen sich von diesen erst ein Stück weiter vorn.«

Auch was die Brücken- oder Brachiopedalcommissur (Fig. 14; 3 u. Taf. IV *c.brach.ped.*) anbelangt, deren nochmalige Besprechung schon früher (S. 301) in Aussicht gestellt wurde, kann ich diesen beiden Autoren fast vollkommen beipflichten. Bei der Wichtigkeit des in Rede stehenden Punktes werden sich ein paar längere Zitate nicht vermeiden lassen. Bei HANCOCK lesen wir (S. 2): »A commissure, running backwards connects this (= G. brachiale, d. V.) with the second or median mass (= G. pedale, d. V.) and is a very thick cord composed of numerous stout filaments, most of which pass over the ventral surface of the anterior ganglion (= G. brachiale, d. V.), and becoming united to the brachial nerves accompany them into the arms. Thus each arm receives a nerve from the median as well as from the anterior masses. A central filament was lost in the substance of the anterior mass.« Bei POSSELT (S. 328) heißt es hierüber: »Endlich geht nach rückwärts (vom G. brachiale aus, d. V.) ein Nervenstamm, der das vorderste und das mittelste der Subösophagealganglien verbindet. Dieser Teil — das G. suboesophageale medium (= G. pedale, d. V.) — ist eine . . . Ganglienmasse, die nach vorn unter dem besprochenen Verbindungsstrang nach der Vorderpartie eine breite Nervenmasse aussendet, aus mehreren Schnuren zusammengesetzt, die unter der vorderen Partie (= G. brachiale, d. V.) hin verstreichen und sich in zehn Stämme teilen, die den Armnerven folgen.« Wenn hier die Brückencommissur als aus zwei Teilen bestehend dargestellt wird, nämlich aus einem oberen Teile als eigentlicher Brachiopedalcommissur und aus einem unteren Teile, der unter dem G. brachiale hin verstreichend sich in

die zehn »Begleitstämme« der Armnerven aufteilt, so kann ich das für meine drei Formen nicht bestätigen, muß mich vielmehr an APPELLÖF anschließen. Dieser betont (1890, S. 8) bei der Brückencommissur, daß er »keine ausgeprägten Grenzen zwischen den Commissurnerven und den die Armnerven begleitenden Stämmen finde«. Dieses selbe Verhalten der Brachiopedalcommissur gibt für meine Formen deutlich die Taf. IV (*c.brach.ped.*) wieder. Bei *Veranya* berichtet APPELLÖF (1889, S. 16) von einer doppelten Commissur. Indessen kann man seine Worte: »durch zwei ziemlich dicke Commissuren ist das Pedalganglion mit dem G. brachiale verbunden« wohl auch auf eine einfache, nur paarige Commissur deuten. Er erwähnt außerdem eine Längsstreifung des G. brachiale, die wahrscheinlich erzeugt werde dadurch, daß »die Nerven durch das Ganglion (= Armnerven und G. brachiale, d. V.) bis zum hinteren Rande desselben fortsetzen«. Auf die ganz eigenartigen Verhältnisse der Tentakelarme von *Veranya*, worüber sich APPELLÖF (1889, S. 9—13) ausführlicher verbreitet, sei nur nebenher aufmerksam gemacht (vgl. auch CHUN 1910, S. 139; Taf. XVI: *Octopodoteuthis*).

Nicht unerwähnt lassen möchte ich eine Anmerkung aus HUXLEY und PELSENEER (1895, S. 16, Anm. 1), wo es heißt: »In *Ommatostrephes pteropus* and *Illex coindeti*, examined for comparison with *Spirula*, are found, at the surface of the pedo-brachial connective (= Commissura brachio-pedalis, d. V.), ten nervous bundle coming from the pedal centres properly so called, and going each to be joined to one of the brachial nerves (Fig. *M*). There is then no need of histological researches (like those of OWSJANNIKOW and KOWALEVSKY 1867; and of JATTA 1889) to show that the pedal ganglion (or of the funnel) contributes to innervate the arms. A similar disposition has already been observed in other Oegopsids by HANCOCK (1852), POSSELT (1890) and APPELLÖF (1890)«. Die beigegebene Skizze (HUXLEY u. PELSENEER, S. 16, Fig. *M*) zeigt, so roh sie ist, doch sehr charakteristisch die Faserzüge, die vom G. pedale direkt in die Armnerven hinein verstreichen. Bezüglich der im obigen Citat genannten beiden histologischen Arbeiten hätte ich höchstens zu bemerken, daß JATTA (1889) in seiner kurzen Abhandlung klar und entschieden auf die Lösung desjenigen Problems ausgeht, auf das unsre ganze Erörterung hier hinausläuft: die Frage nach der Kopf- oder Fußnatur der Arme. JATTA kommt auf Grund seiner histologischen Befunde zur Annahme der Fußnatur der Arme, eine Auffassung, der wir nach unsern Beobachtungen zum mindesten stark zuneigen müssen. Um endlich noch einen Vertreter

der experimentellen Richtung namhaft zu machen, so sei auf Steiner (1890) verwiesen, bei dem sich der Passus findet (S. 47): »Die Nerven der Tentakel wurzeln im Pedalganglion und die Tentakel gehören demnach dem Fuße, nicht dem Kopf an. Dieses Ergebnis dürfte ein definitives sein.«

Chun hat bei *Chiroteuthis* (S. 273) an der Brückencommissur Anzeichen für ein, wenn auch nur teilweises Wurzeln der Armnerven im Pedalganglion nicht finden können und ist geneigt, die Angaben speziell von Hancock und Posselt für irrtümlich zu halten.

Die Erörterung des Ursprunges der Armnerven führt zur Betrachtung ihres Verlaufes. Die insgesamt zehn Nervenstränge, deren Gestalt bereits (S. 367) zur Genüge gekennzeichnet wurde, verstreichen in leichtem Bogen zwischen Schlundkopf und Augenbulben hindurch (vgl. Fig. 4), um in die Basis der Arme einzutreten. Ehe dies wirklich geschieht, haben sie alle, auch die so außerordentlich breiten oberen drei Bänder (*n.brach.* 1—3) eine schlanke rundliche Form angenommen. Nunmehr werden sie ziemlich unvermittelt wesentlich dicker und laufen als gleichmäßig starke Stämme in den Armen hinauf. Die Ganglionbildung an der Armwurzel ist nicht sonderlich scharf ausgeprägt.

So schreibt auch Hancock (S. 2), daß jeder Armnerv »an indistinct oval ganglion« bilde. Appellöf (1890, S. 8) erwähnt für *Chaunoteuthis* gangliöse Anschwellungen an der Armbasis, die seiner Zeichnung (Pl. II, Fig. 8*a*) nach verhältnismäßig groß sind, besonders im Vergleich zu denen auf Hancocks Abbildung (pl. I, fig. 2, 3 *p*). *Chiroteuthis* weicht betreffs dieser Verhältnisse kaum von meinen Formen ab. Nachtragend möchte ich hier bemerken, daß über derartige Besonderheiten der Gestaltung, wie ich sie in der vorangehenden Darstellung für die Arm- und Tentakelnerven hervorgehoben habe, sich in der Literatur kaum nennenswerte Angaben finden. Hancock deutet, allerdings durchaus unzureichend, ihre bandförmige Gestalt auf seiner Zeichnung (pl. I, fig. 2, 3 *o*) an. Hillig (S. 782—783) vermerkt außerdem eine rundliche Gestalt des Tentakelnerven im Gegensatz zur bandförmigen der gewöhnlichen Armnerven.

Wenn wir nunmehr zur Erörterung der Armnervencommissur übergehen, so berühren wir damit wiederum einen äußerst interessanten und zugleich vielfach erörterten Punkt; letzteres dürfte besonders eine historische Betrachtungsweise hervortreten lassen.

Hancock schreibt (S. 2): »These ganglions (= Armwurzelganglion, d. V.) are united with each other by nervous cords, and thus a complete chain of nerves and ganglions encircles the oral channel.« Er erwähnt

also mit keinem Wort die Verdoppelung der Commissur, die er in seiner Abbildung (pl. I, fig. 2, 3) für die beiden Baucharm- und die Tentakelnerven einzeichnet. Brock ist dieser Umstand nicht entgangen, und er verleiht dem an der Stelle, wo er von der einfachen Armnervencommissur der Decapoden, von der höher differenzierten von *Cirroteuthis* und der »die höchste bekannte Differenzierungsstufe« darstellenden Commissur der übrigen Octopoden spricht und durch drei Skizzen erläutert (Taf. XII, Fig. 8 *A—C*), in einer Anmerkung Ausdruck (Brock 1880, S. 228, Anm. 4): »Hancock zeichnet die Armnervencommissur bei *Ommastrephes todarus* nicht einfach, sondern mit bogenförmigen Schenkeln, etwa wie *Cirroteuthis*, ohne indessen im Texte dieses auffallenden Verhaltens zu gedenken. Ich habe die betreffende Commissur stets einfach gefunden, will aber nicht verschweigen, daß mir die Hancocksche Zeichnung zur Zeit meiner Untersuchungen noch nicht zugänglich war.« Brock ist also vorsichtig genug, das Vorhandensein einer doppelten Commissur nicht völlig in Abrede zu stellen. Auf jeden Fall selbst gefunden hat Brock eine solche nicht, und Posselt ist daher in diesem Punkte im Irrtum, wenn er bei Erwähnung der Armnervenringcommissur (S. 327) die Bemerkung einflicht: »wo ich, ebenso wie Brock, eine doppelte Commissur finden konnte«. Da Posselt keine eignen Zeichnungen bringt, kann man hieraus leider nicht entscheiden, ob er, wie Hancock, eine doppelte Commissur nur bei Baucharm- und Tentakelnerv oder bei allen Armnerven oder endlich, ob er schon richtig die Ringcommissur, wie wir sie nachher kennen lernen werden, festgestellt hat; letzteres halte ich allerdings für wenig wahrscheinlich.

Appellöf kommt bei *Veranya* (1889) auf die Armnervencommissur gar nicht zu sprechen, umso ausführlicher behandelt er sie bei *Chaunoteuthis*. Es sei mir gestattet, seine zugleich allgemein orientierenden Ausführungen hier im Wortlaut zu bringen (1890, S. 8): »Eine sehr interessante Erscheinung bieten die Armnerven vor dem Eintritt in die Arme. Wie gewöhnlich sind die ganglìösen Anschwellungen, welche sich in der Basis der Arme in jedem Nerven befinden, durch dicke Commissuren verbunden. Bekanntlich wird hierdurch bei allen Decapoden, soweit sie bisher untersucht sind, ein einfacher Nervenring rings um die Basis der Arme gebildet. Bei den Octopoden dagegen ist dieser Ring nicht einfach, indem die Commissur zu beiden Seiten jedes Ganglions verdoppelt ist und einen bogenförmigen Schenkel bildet, der frei über das Ganglion hinwegzieht. Über eine Abweichung von diesem Bau des Nervenringes ist mir in der Literatur keine Angabe

bekannt. Zwar zeichnet HANCOCK bei *Om. todarus* eine Verdoppelung der Armnervencommissur ab, erwähnt deren aber in dem Text nicht. Weder BROCK noch POSSELT[1] haben diese Verdoppelung wiedergefunden, weshalb ihr Dasein wenigstens sehr zweifelhaft ist. Übrigens bildet, nach den Zeichnungen von HANCOCK zu urteilen, die Verdoppelung keinen bogenförmigen Schenkel, welcher frei über dem Ganglion liegt; zu jeder Seite des Ganglions geht aber von der Commissur ein Zweig ab, der sich wieder mit dem Armnerv verbindet — dasselbe Verhältnis, wie es *Cirrhoteuthis* unter den Octopoden zeigt.«

APPELLÖF läßt nun weiter eine Darstellung seiner eignen Befunde bei *Chaunoteuthis* folgen. Es decken sich diese so vollkommen mit den meinigen, daß ich auf seine im folgenden mitgeteilte Beschreibung als auch für meine drei Formen geltend hinweisen kann. Es heißt da bei APPELLÖF (1890, S. 9): »Ich war nun sehr überrascht, als ich bei *Chaunoteuthis* eine deutliche Verdoppelung der Armnervencommissur vorfand (Pl. II, Fig. 8 *n.c.*). Dieselbe bildet zwar keinen bogenförmigen Schenkel, hat aber übrigens denselben Verlauf wie bei den Octopoden. In der Mitte zwischen je zwei Ganglien findet nämlich die Zerspaltung der Hauptcommissur statt und nun läuft der abgespaltete Zweig frei über das Ganglion, um sich auf der andern Seite wieder mit der Hauptcommissur zu verbinden. Die Commissur ist nun eine ganz kurze Strecke einfach, indem die Punkte, wo die Zerspaltung stattfindet, einander sehr nahe liegen. Der abgespaltete Zweig ist bedeutend feiner als die Hauptcommissur.«

Ich habe dem noch einiges hinzuzufügen. Die Strecke der einfachen Commissur war bei meinen Formen zwischen einzelnen Armnerven wesentlich länger, als es APPELLÖF für *Chaunoteuthis* angibt. Man blickt in seiner beigegebenen Figur (Pl. II, Fig. 8) offenbar von innen her gegen die Commissur, denn deren Nebenäste (*n. c.*) sind über die Armnervenstränge weglaufend gezeichnet. In meiner Abbildung (Taf. IV), bei der man von außen her gegen die Armnervencommissur schaut, gehen naturgemäß umgekehrt dieselben Nebenäste unter den Armnervensträngen und dem sogenannten Ganglion, deutlicher ausgedrückt, nach innen von diesen hinweg. Deutlich ersichtlich ist aus meiner Zeichnung auch, daß auf diese Weise an jeder Armwurzel ein mehr oder weniger breitgezogenes, flaches »Nervendreieck« zustande kommt. Die Basen der einzelnen Dreiecke, also die eben beschriebenen, innen unter den Armnervensträngen frei hinwegstreichenden

[1] Laut obigem Zitat (S. 371) hat aber POSSELT doch die doppelte Commissur beobachtet; man muß also hier ein Versehen APPELLÖFS annehmen.

Teile, bilden zusammen mit den ungespaltenen Teilen der Commissur (*c.interbrach.*) einen regelrechten Nervenring, der sich übrigens ziemlich nahe der Oberfläche am Innenrande der Armbasen rings um die Mundöffnung hinzieht. Von ihm aus dringen die »Dreiecksschenkel« unter mehr oder weniger spitzem Winkel nach außen gegen die Mitte der einzelnen Arme, die Tentakel nicht ausgenommen, vor, um in das Armwurzelganglion einzumünden. Sie zeigen sich mitunter ebenso wie die »Dreiecksbasen« in zwei Stränge gespalten. Die Armnervencommissur in ihrer Gesamtheit ist bandförmig bis schwach rundlich gestaltet. Die Tatsache, daß die Dreiecksbasen stets schwächer ausgebildet sind als die Dreiecksschenkel, läßt uns erstere als Nebencommissur, letztere mit den ungespaltenen Teilen der Commissur zusammen als Hauptcommissur bezeichnen. Diese allein dürfte, wie Appellöf auch bei *Chaunoteuthis* besonders betont (1880, S. 9, Anm. 2), der einfachen Commissur der übrigen Decapoden entsprechen. Appellöf, der sich an dieser Stelle gegen Brock wendet, scheint übersehen zu haben, daß dieser entgegen seiner Äußerung im laufenden Text (Brock 1880, S. 229 oben) in der beigefügten Anmerkung (S. 229, Anm. 2) eigentlich auch seine (Appellöfs) Ansicht vertritt, indem er schreibt: »Den anatomischen Verhältnissen entspricht es allerdings besser, wenn man sagt, die Armnerven hängen durch einfache Commissuren zusammen, die vor jedem Nerven sich schleifenförmig (= unsre »Dreiecksbasen« d. V.) verdoppeln, denn die bogenförmigen Schenkel (= unsre »Dreiecksschenkel«, d. V.) gehen in rechtem Winkel von dem Armnerven ab und scheinen die eigentlichen Homologa der einfachen Decapodencommissur zu sein.«

Übrigens hat Appellöf auch bei einer *Onychoteuthis*-Art — er nennt sie nicht genauer (vgl. 1890, S. 9) — nach der Armnervencommissur gesucht, ohne sie gefunden zu haben; ihr Vorhandensein möchte er jedoch in Anbetracht des schlechten Erhaltungszustandes seines Materials nicht in Abrede stellen.

Bei *Chiroteuthis imperator* ergab meine Nachprüfung, daß auch hier nicht nur der Tentakelnerv, wie es Chun (1910, S. 273; Taf. XLI, Fig. 5 *n.tent.*) angegeben hat, sondern sämtliche Armnerven durch »Doppeläste mit dem Ring verbunden« sind (s. meine Fig. 18 (S. 350) *n.brach.* 1, 2, 3, 4; *n.tent.*). Es liegen also bei diesem Oegopsiden genau dieselben Verhältnisse vor wie bei *Chaunoteuthis* und meinen drei Formen. Der Tentakelnerv von *Chiroteuthis* zeichnet sich nur insofern vor den andern aus, daß er mit der Ringcommissur (*c.interbrach.*) durch besonders kurze und feine Äste verbunden ist (Fig. 18 *n.tent.*).

Von der Ringcommissur oder Commissura interbrachialis (Taf. IV *c.interbrach.*) und dem Armwurzelganglion aus setzen sich die Armnerven als gleichmäßig starke cylindrische Stränge bis zur Armspitze fort. Sie zeigen dabei also keine perlschnurförmige Gestalt, die übrigens auch für *Chiroteuthis* und *Sepia* in Abrede gestellt wird; ebensowenig tritt sie in Hancocks Abbildungen (pl. I, fig. 2, 3 *o'*) auf. Während dieses Verlaufs geben sie zahlreiche feine Fäden an die Oberfläche der Arme ab, und zwar besonders von ihren Seitenrändern aus, da einem jeden Armnerven außen die Arteria brachialis aufliegt. Die Oberfläche der Arme — darauf weist schon Hancock ganz richtig hin —, die auf diese Weise reichlich mit Nerven versorgt wird, ist offenbar in hohem Grade sensibel.

Ein Gleiches muß von der Buccalmembran vermutet werden. Ihre Innervierung wird bei allen drei Formen folgendermaßen bewirkt. Zwei Nervenfäden, die sich nur durch ihre größere Länge von den gewöhnlichen, die Armoberfläche innervierenden feinen Fäden unterscheiden, treten zur Innenseite der Armbasis hindurch und weiter in die Buccalmembran ein, um hier ein kleines längliches Ganglion zu bilden. Dieses entsendet außer mehreren seitlich in der Membran sich verlierenden zarten Fäden insbesondere einen verhältnismäßig starken Nerven nach vorn (Taf. IV *n.pil.bucc.* 1, 2, 3, 4), der unter Abgabe feiner Ästchen im muskulösen Buccalpfeiler bis zu dessen Spitze verläuft. Den sieben Buccalpfeilern entsprechend gibt es auch sieben Buccalpfeilernerven. Die beiden Tentakelnerven liefern, da an den Tentakelarmen sich keine Heftungsstellen von Buccalpfeilern finden, auch keine Buccalpfeilernerven, ebensowenig der Nerv des einen der beiden Dorsalarme. Der dorsale Buccalpfeiler ist zwar an beiden Dorsalarmen angeheftet, seine Innervation konnte bei den vorliegenden drei Formen indes nur von einem dieser beiden Arme aus beobachtet werden (Taf. IV *n.pil.bucc.*1).

Hancock hat bis auf einen Punkt die Buccalmembraninnervierung schon richtig ermittelt. Das Irrtümliche seiner Feststellung liegt lediglich darin, daß er in seiner Figur (pl. I, fig. 2 *q*) als Verbindung vom Armwurzelganglion hinüber zum Buccalpfeilerganglion nur einen einzigen Nervenstrang einzeichnet, zudem von fast genau derselben Stärke wie den vom Buccalpfeilerganglion aus zur Spitze des Buccalpfeilers streichenden Nerven. Letzteren beobachtete ich auch anfangs schon regelmäßig, hielt ihn aber zunächst für ein Blutgefäß, da sein Zusammenhang mit dem Armnervenstamm nicht zu erweisen war. Schließlich stellte es sich denn heraus, daß in Wirklichkeit eben zwei ganz dünne

Fäden den Zusammenhang zwischen Armnerv und Buccalpfeilerganglion herstellen.

Die Zahl der vom Buccalpfeilernerven und -ganglion in die Buccalmembran ausstrahlenden Nervenfäden ist bei HANCOCK entschieden etwas überreich ausgefallen (vgl. pl. I, fig. 2 *q q'*). APPELLÖF bringt keinerlei Angaben über eine Innervierung der Buccalmembran. POSSELT (S. 328) scheint über HANCOCKS Befund nicht hinausgekommen zu sein, denn er bezeichnet die vom Armwurzelganglion in die Buccalpfeiler gehenden Stränge als den Armnerven selber »ähnliche, mit einem Ganglion versehene Nervenfasern«.

Höchst interessant sind CHUNS Ausführungen über diesen Gegenstand. Bei *Chiroteuthis* zwar erwähnt oder zeichnet er überhaupt keine Buccalpfeilernerven, dafür aber kommt er auf S. 18 seines Oegopsidenwerkes (1910), worauf schon HILLIG hinweist, eingehend auf die Buccaltrichter und -heftungen der Oegopsiden im allgemeinen zu sprechen. Die Buccalpfeiler findet er »in ihrer ganzen Längsausdehnung von Nerven durchsetzt, welche ähnlich wie die Armnerven anschwellen und mit einem peripheren Belag von Ganglienzellen ausgestattet sind (Taf. III, Fig. 16)«. Eine schöne Bestätigung bedeuten meine Befunde besonders auch im Hinblick auf CHUNS Textfig. 7 (S. 18), aus der ersichtlich ist, daß auch hier die Verbindung des Buccalpfeilernerven mit der Innenseite des Armnerven bzw. Armwurzelganglions durch einen im Verhältnis zum distalen Buccalpfeilernerven sehr dünnen Nervenfaden bewirkt wird.

Die sichere Feststellung, daß ein gleiches Verhalten auch für *Chiroteuthis imperator* zutrifft, war ein erfreuliches Ergebnis meiner diesbezüglichen an diesem Oegopsiden angestellten Nachuntersuchung. Ich konnte, genau wie bei meinen drei Formen, mehrfach zwei sehr feine Nervenfäden (Fig. 18 *n.pil.bucc.* 1, 2, 4) als Verbindung zwischen Armnerv und Buccalpfeilerstrang feststellen. Wo sich nur eine einfache derartige Verbindung vorfand (*n.pil.bucc.* 1, 3), möchte ich das Vorhandensein eines zweiten oder gar dritten solchen äußerst feinen, schwer unversehrt freizulegenden Nervenästchens nicht gänzlich in Abrede stellen.

Ein eigentliches deutliches Buccalpfeilerganglion wie bei meinen Formen, mit zarten ausstrahlenden Fäden, habe ich hier nicht wahrnehmen können, höchstens leichte Anschwellungen, wie sie in meiner Fig. 18 auch angedeutet sind. Sehr auffällig war bei *Chiroteuthis* der stark gewundene Verlauf vor allem des distalen Teiles des Buccalpfeilernerven, indem dieser zwischen den deutlich hervortretenden

Ringmuskelzügen der Buccalmembran sich nach unten (innen) ausbog. Es läßt das auf eine starke Kontraktion der ganzen Buccalmembran schließen, von der man, wie Herr Prof. CHUN mir gegenüber gelegentlich äußerte, wohl vermuten darf, daß sie sich beim lebenden Tier bis weit vor die hornigen Kiefer über die Nahrungsbrocken hinweg zu ziehen vermag.

Beim dorsalen Buccalpfeiler von *Chiroteuthis* konnte ich überdies mit aller Bestimmtheit eine Innervierung von beiden Dorsalarmen aus sicherstellen (Fig. 18 *n.pil.bucc.1*), während ich ja, wie oben (S. 374) angeführt wurde, bei meinen drei Formen nur einseitige Innervation nachweisen konnte.

Um schließlich noch *Sepia* zu erwähnen, so hat auch HILLIG (S. 784; Taf. XXXIV, Fig. 9) eine solche von zwei Seiten her erfolgende Innervierung des dorsalen Buccalpfeilers beschrieben. Was die übrigen im Zusammenhang mit den N. brachiales besprochenen Teile anbelangt, so erübrigt sich zunächst ein Eingehen auf eine Brückencommissur bei *Sepia* ohne weiteres, denn G. pedale und brachiale grenzen bei diesem Myopsiden unmittelbar aneinander. Vom Vorderrande des Armganglions entspringen die acht Armnerven und die beiden Tentakelnerven wie bei unsern Formen vollkommen getrennt voneinander. Der Tentakelnerv ist wesentlich stärker als der Baucharmnerv. Eine Sonderstellung nimmt bei *Sepia* dieser Nerv des Greifarmes außerdem noch in zweierlei Beziehung ein. Erstens — das wurde schon erwähnt (S. 370) — ist er allein rundlich, die andern sind bandförmig; zweitens ist er überhaupt nicht in die Armnervencommissur mit einbezogen. Diese ist eine einfache, unverzweigte Ringcommissur.

19. Nervi interbrachiales.

Es sind dies (Taf. IV *n.interbrach.*) einige ziemlich unscheinbare Nerven, die von den einzelnen Armnervensträngen bald nach deren Ursprung aus dem G. brachiale abzweigen und sich nach kurzem Verlaufe in der umliegenden Pfeilermuskulatur verlieren. Der N. interbrachialis des ersten (= dorsalen) Armnerven hat bei *Illex* regelmäßig zwei Wurzeln, die eine am oberen, die andre am unteren Rande dieses Nervenbandes. Die von der Basis des zweiten Armnerven, die sich übrigens bei allen drei Formen stets in zwei Stränge gespalten zeigt (Taf. IV *n.brach.2*), abgehenden beiden N. interbrachiales erweisen sich bei *Stenoteuthis* als besonders breit bandförmig, während die zwischen der Basis des zweiten und dritten N. brachialis hervorkommenden, also wirklichen »Interbrachiales« bei allen drei Formen dünne rund-

liche Fäden sind. An Stelle des vom unteren Rande des dritten Armnerven entspringenden Fadens wurde mehrmals ein ziemlich breiter, schräg nach vorn zum Tentakelnerven streichender Verbindungsstrang beobachtet.

In der Literatur finden sich, was Oegopsiden betrifft, N. interbrachiales nicht erwähnt. Bei *Sepia* könnte man als solche vielleicht die zwei vordersten von Hilligs N. antorbitales superiores (Hillig, Tafelfig. 8, *n.antorb.sup.*) ansprechen.

20. Nervi antorbitales superiores.

Diese Nerven (Fig. 3, 4 u. Taf. IV *n.antorb.sup.*) entstammen zwei oder drei Hauptsträngen, die breit bandförmig vom oberen Seitenrande des G. brachiale ihren Ursprung nehmen. Die zahlreichen ziemlich dünnen Zweige, in die diese Bänder bei gleichzeitiger Anastomosenbildung sich aufspalten, innervieren die an die Orbita angrenzende vordere dorsale Pfeilermuskulatur.

Hancock beschreibt zwei »small nerves« (pl. I, fig. 1, 2 *t*, *t*), die, den Abbildungen und ihrem Verbreitungsgebiet »in the muscular mass in front of the eyes« (Hancock, S. 2) nach, unsern oberen Antorbitalnerven gleichzusetzen sind. Appellöf nennt keine N. antorbitales superiores unter diesem Namen; er spricht aber bei *Veranya* (1889, S. 17) von einigen feinen Nerven, die vom Rande des Brachialganglions aus »sich in der Muskulatur an der Basis der Arme verzweigen«. Man kann diese Angabe vielleicht noch eher auf untere Antorbitalnerven deuten. Bei Posselt (S. 328) glaube ich »zwei Paar kleine Hautnerven«, die von der Oberseite des G. brachiale nach rückwärts entspringen sollen, als N. antorbitales superiores ansprechen zu dürfen. Chun (S. 274) findet bei *Chiroteuthis* drei bis vier obere Antorbitalstränge, die nur ganz geringe Verzweigung aufweisen und rundlich gestaltet sind. Bei *Sepia* endlich werden drei den unsern vollkommen homologe N. antorbitales superiores angeführt (Hillig, S. 784).

21. Nervi antorbitales inferiores.

Die unteren Antorbitalnerven (Taf. IV *n.antorb.inf.*) werden dargestellt durch etwa vier Nervenstämme, die im Gegensatz zu den bandförmigen Nervi antorbitales superiores alle eine mehr rundliche Gestalt besitzen. Sie teilen sich in viele Zweige, die unter Bildung von Anastomosen die vordere ventrale Pfeilermuskulatur innervieren. Der hinterste der vier Nervenstämme ist regelmäßig der stärkste und außerdem derjenige, welcher die meisten Zweige abgibt. Der hinterste

wieder von diesen Zweigen verstreicht bei allen drei Formen mit großer Konstanz dicht am Vorderrande der Öffnung entlang, die sich zwischen linker und rechter Orbita ventral von der Brückencommissur findet (vgl. Fig. 14) und die nur überzogen ist von einer dünnen Bindegewebslamelle. Die vordersten Zweige der N. antorbitales inferiores wurden bis zur Basis der Ventralarme verfolgt. Eine schleifenförmige Verbindung der beiderseitigen Stämme unterhalb der Arteria brachialis, wie sie Chun (S. 274) beobachtet hat, wurde hier niemals festgestellt.

Auf eine etwas fragliche Angabe Appellöfs — vorher treffen wir in der Literatur keine — wurde bereits hingewiesen (S. 377). Für *Chiroteuthis* werden von Chun (S. 274) zwei N. antorbitales inferiores angeführt. Der hintere von ihnen ist gleich dem hintersten unsrer unteren Antorbitalnerven der stärkste und derjenige, welcher die meisten Zweige liefert. Das Verbreitungsgebiet ist dasselbe, was ebenso für die vier N. antorbitales inferiores von *Sepia* gilt. Hillig (S. 785) beschreibt außer diesen einen N. ophthalmicus inferior anterior, der bei seinem Austritt vom vordersten unteren und seitlichen Rande des G. brachiale den beiden vorderen Antorbitales inferiores vollkommen gleichen und deshalb wahrscheinlich von früheren Autoren übersehen worden sein soll. Ich kann für meine Formen das Vorhandensein eines solchen, nach Hilligs Abbildung (Taf. XXXIII, Fig. 8 *n.ophth.inf.ant.*) doch recht beträchtlichen Nerven mit gutem Gewissen in Abrede stellen.

Bemerkenswert ist, was ich bisher noch nirgends hervorgehoben finde, daß die N. antorbitales inferiores sowohl als die superiores sich, zum Teil wenigstens, aus zweierlei Fasern zusammenzusetzen scheinen, nämlich, wie die Armnerven, aus solchen des G. brachiale und des G. pedale. So zweigt z. B. der vorhin besonders erwähnte hinterste und stärkste Stamm der unteren Antorbitalnerven — daß die Verhältnisse bei den oberen ganz entsprechend liegen, erhellt unmittelbar aus meiner Taf. IV (*n.antorb.inf.* u. *sup.*) — deutlich bereits von der Brückencommissur ab, ist also zunächst offenbar nur aus Fasern vom G. pedale her zusammengesetzt. Erst die schwächeren vorderen Antorbitales inferiores, die zwischen den mächtigen runden Stämmen des Baucharmnerven und des Tentakelnerven vom Brachialganglion herunterziehen, teilen wahrscheinlich auch den Verzweigungen des hinteren Hauptstammes vermittelst der erwähnten Anastomosen Fasern des G. brachiale mit: ein Verhalten, das freilich erst durch mikroskopische Analyse klargelegt werden kann.

Nerven des Ganglion buccale superius.

22. Nervi labiales.

Die Lippennerven (Fig. 4, 19 u. Taf. IV *n.lab.*) entspringen vom Vorderrande des Oberschlundganglions jederseits, von der Mediane aus

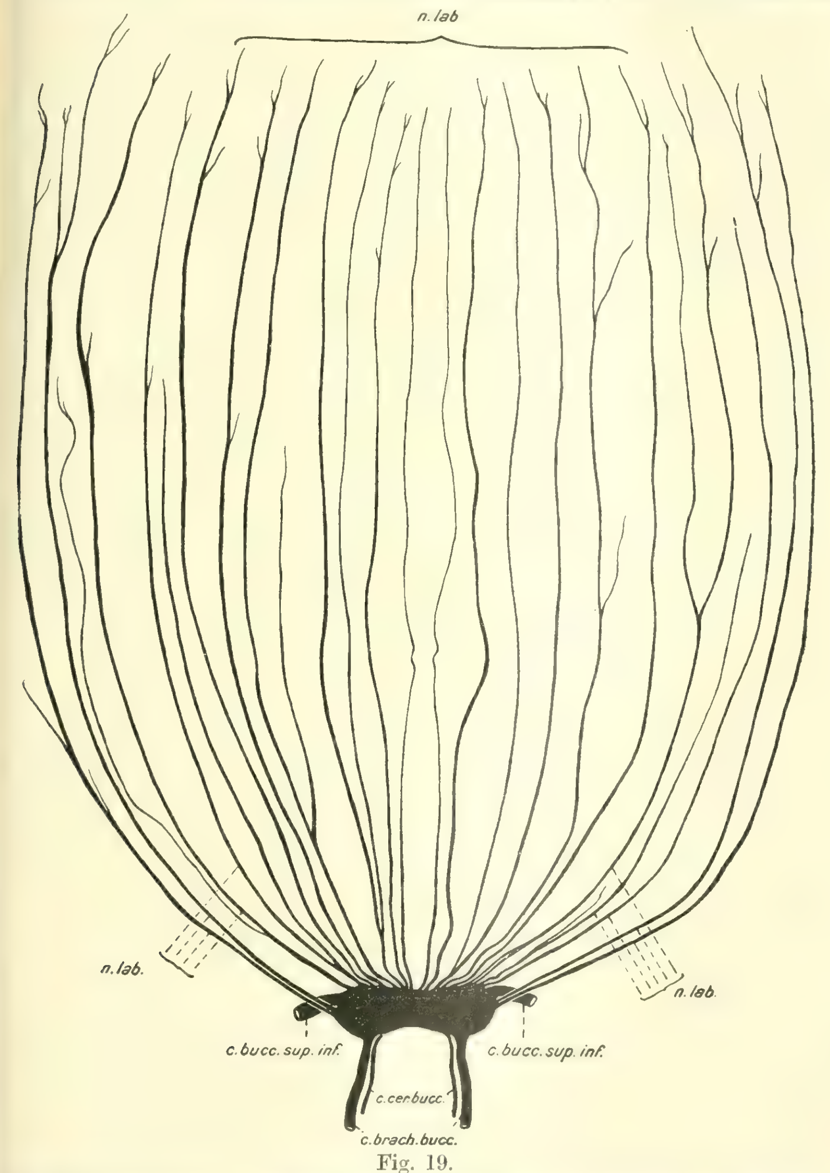


Fig. 19.

Das Oberschlundganglion (= Ganglion buccale superius) von *Illex illecebrosus* mit abgehenden Nerven, von der Dorsalseite. Vergr. etwa 3 : 1.

gerechnet, ziemlich konstant als zehn schmale, mehr bandförmige als rundliche Nerven. Sie überziehen, radiär nach vorn ausstrahlend, den ganzen Schlundkopf, indem sie auch nach seiner Ventralseite herumgreifen. Einzelne lassen eine stellenweise Verbreiterung erkennen (Fig. 19). Sie verlaufen in einer dünnen Muskelschicht, die dem Schlundkopf ziemlich oberflächlich aufliegt, an die übrigens verschiedentlich auch dünne Fäden abgegeben werden. Was die Endigungen der Lippennerven anbelangt, so konnten sie, wie ihr Name erwarten läßt, sämtlich bis in die den hornigen Kiefern direkt anliegenden Lippen verfolgt werden, deren papillenartige Höcker sie insbesondere zu innervieren scheinen und die sie damit zu offenbar höchst sensiblen Organen machen.

Hancock (S. 4) läßt diese Nerven ausschließlich die erwähnte Muskelschicht versorgen, die er als »buccal retractors« bezeichnet und die wahrscheinlich auch unter der »dorsal dem Schlundkopf aufliegenden Muskulatur« zu verstehen ist, in die die beiden Nervi suprapharyngei bei *Chiroteuthis* (Chun, S. 274) eintreten. Appellöf beschreibt für *Veranya* wie für *Chaunoteuthis* (1889, S. 15; 1890, S. 7) kleine Nerven vom »Oberpharynxganglion« an die »Mundmasse-Muskulatur«. Er hat sie also ebensowenig bis zu den Lippen verfolgt wie Hancock und Posselt, welch letzterer sie »sich strahlenförmig in die Muskeln der Mundmasse verteilen« läßt (S. 327).

Hillig (S. 786) zählt 25 vom G. buccale superius ausstrahlende, von ihm zuerst so benannte Nervi labiales. Ein gruppenweiser Ursprung derselben, auf den er aufmerksam macht, ist überdies auch aus meiner Fig. 19 zu ersehen, ich verweise nur auf die fast durchgehends zwei Lippennerven, die am weitesten außen im Ganglion wurzeln, regelmäßig am Hinterrande der Commissura buccalis superior inferior (*c.bucc.sup.inf.*); daß diese eine Kleinigkeit ventraler als alle N. labiales aus dem Ganglion austritt, sei hier ergänzend ihrer früheren Beschreibung (S. 307) beigefügt.

Nerven des Ganglion buccale inferius.

23. Nervus mandibularis.

Der Nerv des Unterkiefers (Fig. 20 u. Taf. IV *n.mand.*) entspringt von den Vorderecken des Unterschlundganglions als ein starker, sehr breit ansetzender Nerv. Auf seinem Verlaufe gerade nach vorn verschmälert er sich sehr rasch und gibt zunächst nach innen einen schmalen längeren und bald darauf nach außen einen breiten kurzen Zweig an die oberflächliche und vordere Unterkiefermuskulatur ab. Allmählich nähern

sich dann rechter und linker N. mandibularis der Mediane, dringen in die Tiefe des Schlundkopfes ein und enden schließlich dicht nebeneinander in der Submaxillardrüse, die sie allem Anschein nach auch innervieren.

24. Nervus maxillaris.

Der Oberkiefernerv nimmt (Fig. 20 u. Taf. IV *n.max.*) außen neben dem eben beschriebenen Unterkiefernerven, ein wenig vor der Commissur zum Oberschlundganglion, als ein ziemlich breit bandförmiger Nerv seinen Ursprung. Schräg nach vorn außen läuft er über den vorderen Teil der extrabulbären Speicheldrüse hinweg, um an ihrem oberen Rande in das Muskelpolster des Schlundkopfes einzudringen. Unter mehrfacher Aufteilung innerviert er nun mit seinen bandartigen Zweigen hauptsächlich die basale (hintere) Unterkiefermuskulatur, wahrscheinlich auch die des Oberkiefers mit, da an dieser sonst keine Nerven weiter beobachtet wurden.

Ich muß diesen Befund besonders betonen, da HANCOCK (S. 5 *q'*) sowohl als auch HILLIG (S. 788) bei diesem Nerven nur von einer Innervation der Oberkiefermuskulatur sprechen. Da aber der N. maxillaris von *Sepia* nach HILLIGS Abbildungen (Textfig. 2, 3, 8 *n.max.*) offensichtlich dem meiner Formen homolog ist, so habe ich, obwohl ich also eine Innervierung der Oberkiefermuskulatur durch diesen Nerven mit Sicherheit nicht habe feststellen können, doch den Namen N. maxillaris übernommen.

25. Nervi linguales.

In der Mitte des Vorderrandes, schon ein wenig von der Unter- (= Dorsal-)Seite des G. buccale inferius, entspringt die Gruppe der Zungennerven (Fig. 20 *n.lingu.*). Es sind das insgesamt etwa acht, fast durchweg bandförmige Nerven, die nicht leicht aus der eigentümlich lamellenartig angeordneten Zungenmuskulatur freizupräparieren sind.

Ein mittlerer unpaarer, schwacher und kurzer Faden verläuft ziemlich oberflächlich. Ihm zur Seite entspringen die beiden eigentlichen Zungennerven. Sie umgreifen, sich vorn vereinigend, schleifenartig einen starken medianen Muskelpfeiler. Vom Vorderrande dieser Schleife verlieren sich drei (bei einem *Stenoteuthis*-Exemplar vier) mehr oder weniger bandförmige Zweige nach vorn in die Zungenmuskulatur hinein. Das nach außen folgende Nervenpaar versorgt mit seinen Verzweigungen die fleischigen Lappen zu beiden Seiten

der Zunge, was bereits HANCOCK erwähnt (S. 5), der diesen »fleshy laminae« drüsige Natur zuspricht. Ein paar weitere Fäden verstreichen etwas nach hinten unten zur Austrittsstelle des Oesophagus aus dem

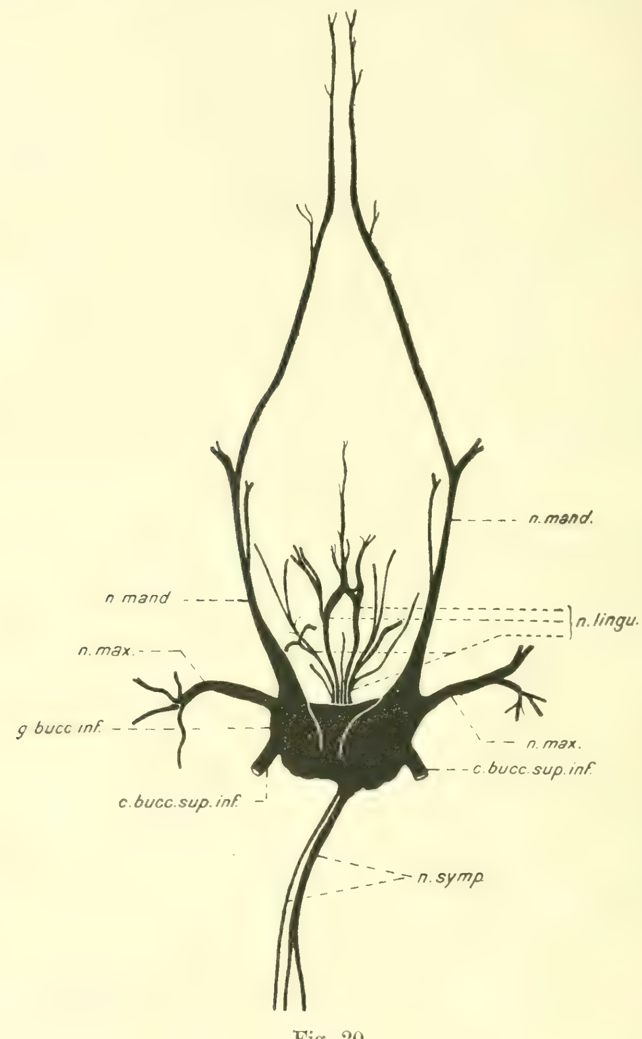


Fig. 20.

Das Unterschlundganglion (= Ganglion buccale inferius) von *Illex illecebrosus* mit abgehenden Nerven, von der Ventralseite. Vergr. etwa 3 : 1.

Schlundkopf. Eine Innervierung der extra- oder intrabulbären Speicheldrüsen konnte nicht festgestellt werden.

Die vorstehende Beschreibung des Verlaufs der im Unterschlund-

ganglion wurzelnden Schlundkopfnerven bedeutet im wesentlichen eine bloße Bestätigung dessen, was bereits Hancock gesehen und beschrieben hat. Wenn es mir auch möglich war, noch etwas ausführlichere Angaben, insbesondere z. B. über die Zungennerven, zu machen, so kann man doch gerade hier erkennen, mit wie großer Sorgfalt und welchem Geschick dieser ältere Forscher bis zu Einzelheiten vorgedrungen ist, die wir mit unsern trefflichen Hilfsmitteln, wie sie sich z. B. in einer modernen Zeissschen Binocularlupe verkörpern, auch nicht viel weiter aufdecken.

Posselt geht über Hancock nur in dem einzigen Punkte hinaus, daß er (S. 327) an Stelle von dessen einem unpaaren Zungennerven (pl. I, fig. 1 *r*) deren zwei findet. Appellöf bietet gar nichts hierher Gehöriges.

Pelseneer (1899, S. 56) hat bei *Ommatostrephes pteropus* offenbar ganz zutreffende Beobachtungen über den N. mandibularis gemacht. Seine Auffassung der Commissura buccalis superior inferior samt dem N. mandibularis als einer »commissure labiale« (S. 55) verliert viel von ihrer anfänglichen Fremdartigkeit, wenn man sich an Hilligs (S. 754) Hinweis erinnert, daß schon nach Chérons Feststellung (bei *Sepia*) die Commissur der beiden Schlundganglien sich mit ihren Fasern am Aufbau der Unterkiefernerven beteiligt — nachträglich bemerkt, ich habe Ähnliches nie beobachten können. Es heißt nun bei Pelseneer: »Dans *Ommatostrephes pteropus*, cette commissure est fort allongée; ses deux branches naissent des ganglions buccaux supérieurs . ., elles présentent peu après leur naissance, sous l'oesophage, à leur bord ventral, un ganglion qu'unit à son symétrique une courte commissure sous-oesophagienne: ce sont les ganglions et commissure stomatogastrique (fig. 183, XIII)«. Pelseneer scheint also die Sache so aufzufassen, als entspringe der N. mandibularis vom G. buccale superius, bilde dann unterwegs an der Ventralseite des Oesophagus ein Ganglion und als werde rechtes und linkes derartiges Ganglion (= unser G. buccale inferius, d. V.) durch eine Commissur verbunden. Man hätte sich hiernach für *Ommatostrephes pteropus* ein Unterschlundganglion mit sehr ausgesprochener Andeutung der Zweigangliennatur vorzustellen. Keinesfalls darf man bei der »commissure stomatogastrique« an den N. sympathicus denken, zumal die Figur, auf die verwiesen wird, keine Spur von diesem Nerven zeigt.

Zu der weiteren Beschreibung des Verlaufes der beiden Unterkiefernerven (= »les deux branches«) ist ein Kommentar umso eher überflüssig, als sich Pelseneers Befund mit dem meinigen (Fig. 20)

ziemlich deckt: »Les deux branches se prolongent ensuite en avant, à peu près parallèlement entre elles, et peu distantes l'une de l'autre, sous les muscles superficiels du bulbe, à la face ventrale de celui-ci. Elles arrivent alors vers le bord postérieur de la mandibule ventrale, sous la masse de l'organe subradulaire, où elles s'unissent (fig. 183, XV). HANCOCK avait vu l'amorce de cette commissure labiale, le nerf *q*, qu'il supposait se ramifier dans les muscles du bulbe.« Eine Innervierung der Submaxillardrüse hebt also PELSENEER nicht ausdrücklich hervor. Er kommt im Anschluß hieran auf die entsprechenden Verhältnisse bei *Sepia* zu sprechen und erwähnt da ein sonderbares »paire ganglionaire« innerhalb des Schlundkopfes. Hierauf verweist WÜLKER (1910, S. 42) und hebt außerdem (S. 45) das Vorhandensein derselben Gebilde bei Loliginiden hervor. Ich möchte auf diese eigenartigen Ganglienbildungen im Innern des Schlundkopfes — HILLIG nimmt davon keine Notiz — nur nebenher aufmerksam gemacht haben.

CHUN (S. 274) hat bei *Chiroteuthis* den N. mandibularis, N. maxillaris und ein paar Ästchen offenbar von der Gruppe der Zungennerven beobachtet. Er faßt sie als Nervi infrapharyngei zusammen. Die Identität des N. mandibularis und maxillaris von *Sepia* mit den gleichnamigen Nerven unsrer Formen braucht wohl nicht erst betont zu werden. Eine Innervierung der Zunge kann HILLIG (S. 788) nur vermuten, dagegen weist er (S. 789) eine solche der vorderen Speicheldrüse nach, was mir nicht möglich war. —

Unerwähnt geblieben ist nun noch einer der im Unterschlundganglion wurzelnden Nerven. Ihn behandeln die meisten Autoren mit einer gewissen ausgesuchten Sorgfalt, bildet er doch auch die Überleitung zu einem weit abseits gelegenen ansehnlichen Ganglion: ich meine den Nervus sympathicus samt dem Ganglion gastricum, deren Besprechung wir uns nunmehr in einem letzten Teile dieser Arbeit zuwenden.

26. Nervus sympathicus.

Der sympathische Nerv (Fig. 10, 11, 20, 21, 22 u. Taf. IV *n.symp.*) entspringt vom Hinterrande des Unterschlundganglions. Dabei zeigt er im Gegensatz zu allen bisher besprochenen Nerven des G. buccale inferius gewisse Unterschiede bei den einzelnen Formen.

Für *Illex* und *Stenoteuthis* scheint unpaarer Ursprung des N. sympathicus, und zwar bald mehr links, bald mehr rechts von der Mediane des Ganglionhinterrandes, die Regel zu sein. Oft zeigt

allerdings dieser einfache Strang bereits Zweiteilung angedeutet, ein Verhalten, das auch ein *Ommatostrephes*-Exemplar mit unpaarem, in der Mitte des Hinterrandes gelegenen Sympathicusursprung erkennen ließ. Das gewöhnliche Verhalten dürfte bei *Ommatostrephes* indessen doppelter Ursprung sein, wobei beide Stränge entweder dicht neben- oder übereinander entspringen oder mit größerem gegenseitigen Abstande in der rechten und linken ganglionären Verdickung des Unterschlundganglions wurzeln. Bezüglich dieser Verdickungen, die natürlich der sichtbare Ausdruck der Verschmelzung zweier ehedem getrennter Ganglien sind (vgl. S. 308), sei bei dieser Gelegenheit bemerkt, daß sie in ihrem gegenseitigen Größenverhältnis schwanken, indem bald die linke (vgl. Fig. 20), bald die rechte Ganglionhälfte stärker entwickelt ist.

Die sympathischen Nerven legen sich sogleich nach ihrem Ursprunge der Ventralfläche des Oesophagus an und laufen darauf, »gelegentlich freilich«, wie auch für *Chiroteuthis* vermerkt wird (S. 274), »durch Bindegewebe und die umliegenden Organe so verdeckt, daß sie nur schwer wahrnehmbar sind«, bis zum Magenganglion hinab.

Einen negativen Befund verzeichnet für die sympathischen Nerven nur Appellöf (1890, S. 12). Hancock und Posselt berichten von ihrem unpaaren Ursprung, während für *Chirotheutis* und *Sepia* zwei getrennte Wurzeln im Unterschlundganglion festgestellt werden. Interessanterweise findet Hillig (S. 789) beim Sympathicus auch eine gewisse Unregelmäßigkeit, indem er nämlich bei einem Exemplar beobachtet, daß die dünnen Zweige, die die beiden N. sympathici von *Sepia* kurz nach ihrem Ursprunge abgeben, sich vereinigen und wieder in den linken N. sympathicus eintreten; also eine Art Schleifenbildung liegt auch hier vor, wie wir sie nachher bei unsern Formen noch kennen lernen werden. Carlson (1905) zeichnet in seiner Fig. 21 einen kurzen Ast (*g*) des Magenganglions ein, dessen er im Text nicht Erwähnung tut. Wir dürfen ihn aber nach der in der Figurenerklärung unter Nr. 9 angeführten Bezeichnung »commissure between brain and gastric ganglion« als Sympathicus ansprechen.

Was die Angaben der Autoren über den Verlauf der N. sympathici vom G. buccale inferius zum G. gastricum anbelangt, so kann ich Hancock beistimmen (S. 5), da auch nach meinen Befunden die schmalen Bänder des Sympathicus nicht ausschließlich ventral, sondern auch seitlich und streckenweise dorsal am Oesophagus herablaufen; nach Posselt (S. 330) verstreichen sie sogar in der Hauptsache auf der »Oberseite«, also dorsal. Ein Nervengeflecht, wie es Hancock (pl. II, fig. 1 *F*) die Sympathici auf dem Oesophagus bilden läßt, habe ich

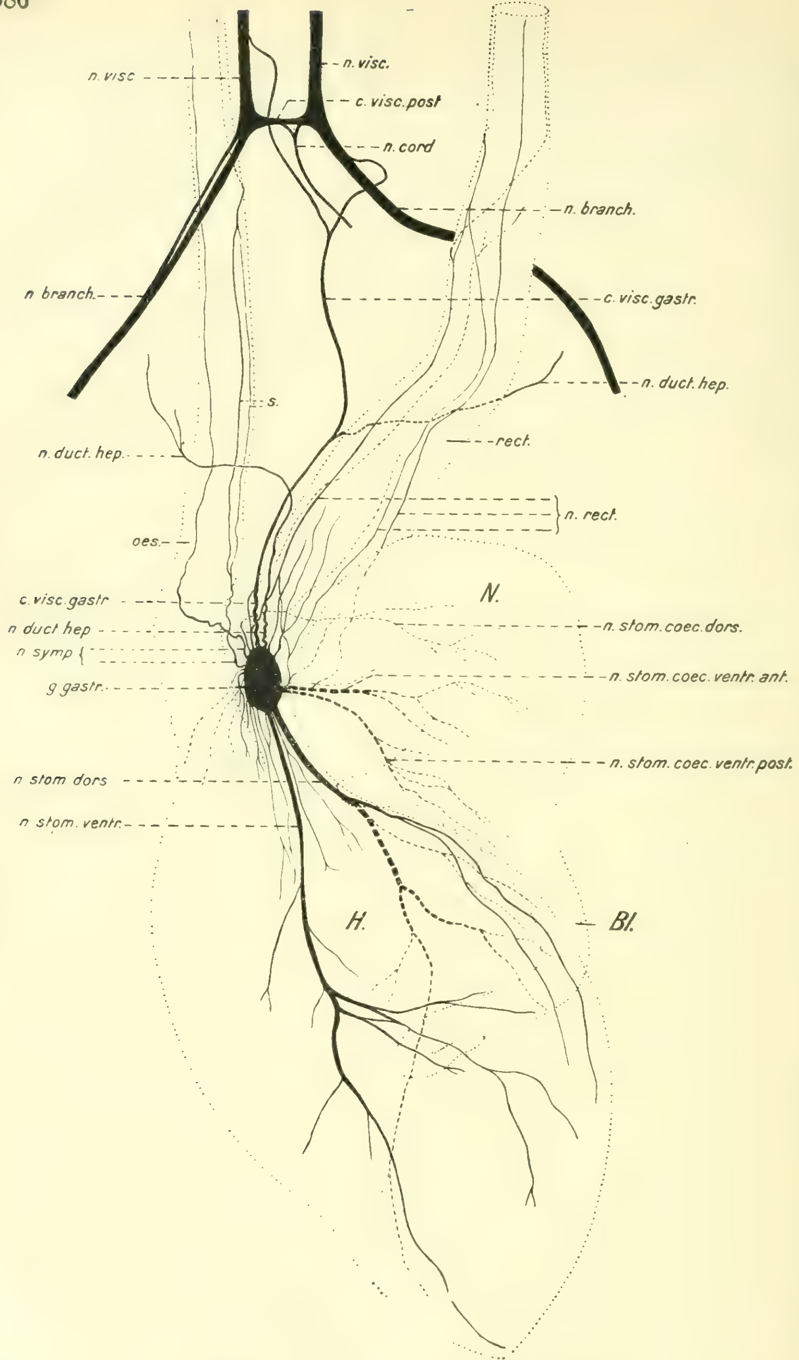


Fig. 21.
Magenganglion (= Ganglion gastricum) von *Illex illecebrosus* mit ausstrahlenden Nerven; Ventralansicht. Vergr. etwa $3^1/_2 : 1$.

niemals beobachten können, höchstens eine gelegentliche Trennung und Wiedervereinigung, also Schleifenbildung (vgl. Fig. 21 *s.*; siehe auch S. 394).

Das Magenganglion mit den von ihm ausgehenden Nerven weist bei den untersuchten drei Formen zwar nicht solche Unterschiede auf, wie sie uns beim System des N. visceralis begegneten (S. 330 ff.). Immerhin dürfte es sich empfehlen, auch hier für die Beschreibung zwei Gruppen zu bilden, und zwar, wie schon oben, bestehend aus *Illex* einerseits und *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* anderseits.

Bevor wir mit der Schilderung beginnen, sei mir noch eine Bemerkung verstattet. Der Zeichnung für *Illex* (Fig. 21) diente wesentlich zur Unterlage ein weibliches Exemplar, das einen abnorm großen Magen aufwies (indem dieser hier etwa dreimal so groß wie gewöhnlich war). Naturgemäß ließen sich daran die Nerven gut verfolgen, auch waren sie bei diesem Exemplar recht gut von den Blutgefäßen zu unterscheiden. Auffällig erschien die wellige Krümmung der vorn vom Magenganglion entspringenden Nerven im Gegensatz zu dem geraden Verlaufe der hinteren. Bei andern Exemplaren verhielt es sich freilich gerade umgekehrt.

Wir behandeln zunächst

Illex illecebrosus.

Das in seinem Umriß elliptisch bis eiförmig gestaltete Magenganglion (Fig. 21 *g.gastr.*) liegt in dem Winkel, den der in den Magen eintretende Oesophagus mit dem austretenden Mitteldarm bildet. Meist zeigt es, da es in diesen Winkel gewissermaßen eingeklemmt ist, mehr oder minder deutlich drei Kanten, zwischen diesen also drei Flächen ausgebildet. Von letzteren liegt die eine ungefähr horizontal, dabei der Ventralseite zugekehrt, sie ist daher in Fig. 21 (und auch 22) die allein sichtbare Fläche, während von den beiden andern die eine sich dem Oesophagus, die andre dem Mitteldarmrohr anlegt. Ein Querschnitt in der Mitte des Ganglions würde demnach etwa stumpf dreieckig ausfallen, wobei die stumpfe Spitze des Dreiecks nach unten (dorsal) gerichtet wäre.

Der Verlauf der N. sympathici vom Unterschlundganglion aus wurde bereits (S. 385) beschrieben. Sie münden in das G. gastricum vorn, etwas seitlich rechts[1], nicht eigentlich am Rande, sondern ein wenig schon auf der Ventralfläche des Ganglions ein.

[1] Rechts und links sind, wie das gleich im voraus festgelegt wurde und woran hiermit erinnert sei, immer als von dorsal aus gesehen zu betrachten, so-

Die Commissura viscero-gastrica (*c.visc.gastr.*) beschäftigte uns ganz vorübergehend bereits (S. 336) beim System des N. visceralis. Wir haben nun hier auf diese Commissur, die bei allen drei Formen mit Sicherheit nachgewiesen wurde, genauer einzugehen, zunächst für *Illex* (für *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* vgl. S. 392). Hier entspringt sie genau in der Mitte des Vorderrandes des Magenganglions als ein ziemlich starker Strang. In scharfen Krümmungen, von denen eingangs schon die Rede war, verstreicht sie nach vorn in die Tiefe, dorsal unter den Pancreasanhängen und damit auch dorsal vom Herzen. Etwa in der Höhe des Vorderrandes des Herzventrikels (*Hv.*) geht von ihr ein Zweig an jeden der beiden von außen oben herabkommenden Ductus hepatici ab (Fig. 11 *n.duct.hep.*), bis an deren Austrittsstelle aus der Leber diese Zweige beiderseits verfolgt werden konnten. Wahrscheinlich innervieren sie zugleich die den Lebergängen ansitzenden Pancreasanhänge. Es kommt nun der Fall vor, den Fig. 21 veranschaulicht, daß die Gastrovisceralcommissur nur den einen (in der Fig. 21 den linken) Ductus hepaticus mit einem Zweige versorgt, während der andre samt dem zugehörigen Teil des Pancreas von einem selbständigen Nerven des G. gastricum innerviert wird, der von diesem links neben der Commissur entspringt. Ihr parallel streicht er nach vorn, um dann, sie kreuzend, nach außen abzubiegen.

Nach Abgabe der Äste bzw. des einen Astes an Lebergang und Pancreasanhänge verläuft die Commissura viscero-gastrica weiter nach vorn, und zwar nunmehr auf der Ventralfläche des hintersten Leberabschnittes, um sich noch unterhalb der hinteren Visceraliscommissur (*c.visc.post.*) zu teilen. Der eine, der linke Teilzweig geht dorsal unter dem Herzventrikelnerven (*n.cord.*) hin entweder direkt zum linken N. branchialis (vgl. Fig. 11), oder er läuft zunächst unter diesem hinweg, um in kurzem Bogen noch eine Strecke weit dem hintersten Zipfel des Tintenbeutels ventral sich anzulegen und endlich von dorsal her in den linken Branchialisstrang einzumünden (vgl. Fig. 21). Der rechte Teilzweig der Commissura viscero-gastrica geht dorsal unter der hinteren Visceraliscommissur seitlich hinweg und mündet ebenfalls von dorsal her in den rechten Visceralstrang ein, ungefähr genau so viel oberhalb der hinteren Visceraliscommissur, als der andre Teilzweig unterhalb derselben sich mit dem linken Branchialisstrang vereinigt.

Der Viscerogastralcommissur gerade gegenüber entspringen vom

daß, was sich hier als rechts bezeichnet findet, auf den beiden eine Ventralansicht bietenden Zeichnungen der Magenganglien (Fig. 21 u. 22) links zu suchen ist und umgekehrt.

Hinterrande des Magenganglions die beiden Hauptmagennerven oder Nervi stomachi. Der rechte dieser beiden ansehnlichen Stränge entspringt nicht selten etwas ventraler als der linke, also mehr von der Fläche des Ganglions, nicht eigentlich von seinem Rande. Eines solchen Verhaltens wurde ja bereits bei den N. sympathici (S. 387) Erwähnung getan, wo diese Art des Ursprunges, ein wenig von der Ventralfläche des Ganglions, die Regel ist. Dieser rechte Nervenstamm also geht zur Ventralseite des Hauptmagens (*H.*), um sie bis zur Magenspitze hinab mit seinen Ästen zu innervieren; er ist daher als Nervus stomachi ventralis (Fig. 21 *n.stom.ventr.*) zu bezeichnen. Der andre Hauptmagennerv ist bei *Illex* gewöhnlich der stärkste aller vom Magenganglion ausstrahlenden Nerven. Er entspringt links neben dem ventralen Hauptmagennerven stets deutlich vom Rande des Ganglions. Schräg nach außen hinten verstreicht er zwischen Nebenmagen (*N.*) und Hauptmagen hindurch zur Dorsalfläche des letzteren, die er ganz ähnlich, wie der ventrale Nerv sich auf der Ventralfläche aufteilt, mit seinen Verzweigungen versorgt; wir nennen ihn daher Nervus stomachi dorsalis (*n.stom.dors.*). Ehe er zur Dorsalseite hinabsteigt, gibt er übrigens noch einen mittelstarken Zweig ab, der unter Zweiteilung auf der Ventralfläche des Hauptmagens nahe seinem linken Seitenrande hinabverläuft (vgl. Fig. 21).

Wenig hinter der Mitte des linken Seitenrandes des G. gastricum wurzeln in diesem die beiden ebenfalls ansehnlichen ventralen Nebenmagennerven oder Nervi stomachi coeci ventrales. Von ihnen ist bald der vordere = N. stomachi coeci ventralis anterior (Fig. 21 *n.stom.coec. ventr.ant.*), bald der hintere (*n.stom.coec.ventr.post.*) stärker als der andre. Beide verschwinden kurz nach ihrem Ursprunge vom Ganglion zwischen der Ventralfläche des Mitteldarms und der Dorsalfläche des Nebenmagens. Der hintere sendet seine Zweige nach dem Blindsack des Nebenmagens (*Bl.*) zu, während die des vorderen sich in dem Faltensystem in der Mitte des Nebenmagens verlieren, dort, wo die Lebergänge darin einmünden. Die Falten des Nebenmagens werden nun außerdem noch versorgt von einem dorsalen Nerven = N. stomachi coeci dorsalis (Fig. 21 *n.stom.coec.dors.*). Es ist das ein ziemlich dünner Nerv, der zwischen den N. sympathici und der Commissura viscerogastrica vom Magenganglion entspringt, um den austretenden Mitteldarm (*rect.*) dorsal herum verläuft, an diesen hierbei auch einen Zweig abgebend, und dann auf die Dorsalseite des Nebenmagens übertritt. Bei einem Exemplar stand er sogar direkt in Verbindung mit dem vorderen ventralen Nebenmagennerven (*n.stom.coec.ventr.ant.*), hatte

hier auch fast dieselbe Stärke wie dieser. Der N. stomachi coeci ventralis anterior entsendet übrigens außer einigen kürzeren feinen Fäden noch zwei längere, sehr dünne Nervenfäden (*n.rect.*) an den Mitteldarm, an dem sie, anfangs ventral, dann zum Teil dorsal, hinaufverfolgt werden konnten bis in Höhe der Mitte des Tintenbeutels. Sie stehen in Verbindung mit zwei andern Fäden, in der Fig. 21 auch als N. recti (*n.rect.*) eingezeichnet, die rechts neben der Viscerogastralcommissur im G. gastricum ihre gemeinsame Wurzel haben.

Schließlich ist noch zahlreicher dünner Nervenfädchen zu gedenken, die vom rechten Ganglionrande zwischen den N. sympathici und den N. stomachi (*dors.* u. *ventr.*) entspringen. Sie innervieren insbesondere den Oesophagus an der Stelle seines Eintritts in den Magen sowohl ventral wie dorsal, andre verteilen sich auch noch auf dem vordersten Teile der Ventralfläche des Hauptmagens (vgl. Fig. 21).

Was frühere Angaben über das Magenganglion von *Illex* anbelangt, so kommt hier einzig und allein Carlson (1905) in Betracht. Freilich im Text bringt dieser Autor überhaupt nichts auf das G. gastricum Bezügliches, wir sind vielmehr lediglich auf seine Fig. 21 (Pl. VII) angewiesen. Auf dieser Abbildung ist durchaus richtig die Lage des Ganglions angegeben, ebenso, worauf wir noch (S. 397) zurückkommen, unter Nr. 8 die Commissura viscero-gastrica. Auch der Ursprung des N. sympathicus, auf den wir oben (S. 385) den unter Nr. 9 eingezeichneten Ast des Magenganglions deuteten, ist zutreffend beobachtet. Carlson gibt außerdem noch fünf Nerven mit ihrer Wurzel im Ganglion an; es hieße leere Vermutungen aussprechen, wenn man sie mit den hier beschriebenen Nerven des G. gastricum in Vergleich setzen wollte.

Es möge weiterhin die Besprechung der Magenganglionverhältnisse der beiden andern Formen folgen.

Bei

Ommatostrephes und *Stenoteuthis*

hat das Magenganglion (Fig. 10, 22 *g.gastr.*) eine mehr kugelige Gestalt, seine Lage aber ist dieselbe wie bei *Illex*. Die durch diese Lage bedingte, bei dieser Form (S. 387) schon des näheren erläuterte Ausbildung dreier Kanten des Magenganglions ist auch hier mehr oder weniger deutlich ausgeprägt.

Was den allgemeinen Situs betrifft, so ist es vielleicht nicht unangebracht zu erwähnen, daß das Hinterende des Tintenbeutels, das sich bei *Illex* höchstens bis wenig unterhalb der hinteren Visceraliscommissur erstreckt, hier bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* bis zum

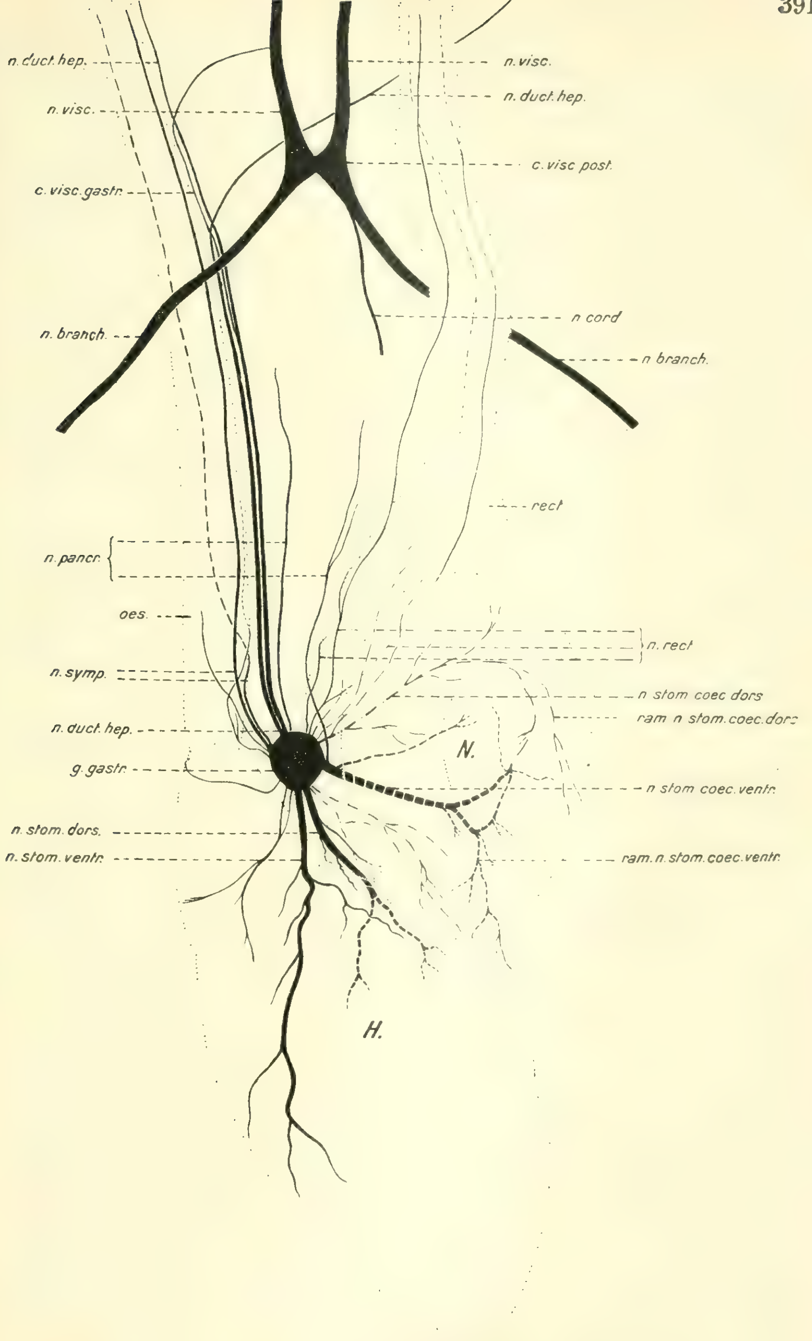


Fig. 22.
Magenganglion (= Ganglion gastricum) von *Stenoteuthis Bartrami* mit ausstrahlenden Nerven; Ventralansicht. Vergr. etwa $2^1/_2 : 1$.

G. gastricum herunterreicht, wobei es eingeschlossen und halb überdeckt wird vom Oesophagus, vom Mitteldarm und von den Pancreasanhängen.

An Nervensträngen können wir in der Hauptsache dieselben wie bei *Illex* unterscheiden. Zur Erläuterung diene im folgenden die Fig. 22.

Ventral- und Dorsalfläche des Hauptmagens (*H.*) versorgt je ein starker Nerv (*n.stom.ventr.*; *n.stom.dors.*) mit seinen Verzweigungen, die hier freilich niemals so schön wie bei *Illex* sich bis zur Magenspitze verfolgen ließen. Beide Nervenstränge entspringen vom Hinterrande des Ganglions nebeneinander, bisweilen auch übereinander.

Ihnen entgegengesetzt, also vom Vorderrande des Magenganglions, entspringen dicht beieinander zwei mittelstarke Nerven. Sie laufen eng beisammen. wie sie entsprungen, auf dem Pancreas neben dem Oesophagus nach vorn. Noch bevor sie bis in Höhe der hinteren Visceraliscommissur gelangt sind, gibt der linke dieser beiden Nerven einen schmalen Zweig ab, der zunächst zwischen beiden Strängen mit nach vorn verläuft, dann aber über den Nerven, von dem er sich abgetrennt hat, ventral hinweg hinüber zum rechten großen Visceralisstrang verstreicht, in den er oberhalb der breiten Commissura visceralis posterior an seinem Außenrande einmündet. Es stellt dieser Zweig also die Commissur zwischen Magenganglion und Visceralissystem, die Commissura viscero-gastrica dar, die somit bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* im Gegensatz zu der zum Teil doppelten von *Illex* in ihrer ganzen Erstreckung nur einfach ist (vgl. Fig. 21 u. 22 *c.visc.gastr.*). Erwähnt mag sein, daß bei je einem Exemplar von *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* auch Einmündung dieser Commissur in den linken N. visceralis beobachtet wurde. Die beiden mittelstarken Nerven selber, von deren linkem wir eben die wichtige Commissura viscero-gastrica sich abzweigen sahen, verstreichen zu den Austrittsstellen der Ductus hepatici aus der Leber, sind also typische Nervi ductus hepatici (Fig. 22 *n.duct.hep.*). Die Abbildung (vgl. auch Fig. 10) zeigt, daß der vom G. gastricum aus zunächst links laufende dieser beiden Nerven zum rechtsseitigen, der ursprünglich rechts laufende aber zum linksseitigen Lebergang hinzieht; letzterer nimmt dabei seinen Weg über seinen Partner samt der Viscerogastralcommissur ventral und weiterhin dorsal unter den großen Visceralissträngen hindurch, wenig oberhalb der hinteren Visceraliscommissur. An die aus der Leber austretenden Ductus hepatici geben beide »Lebergangnerven« je einen feinen Faden ab, sie selbst dringen in die Leber ein, um sich an den Gefäßen des hinteren Leberabschnittes zu verlieren. Die Innervierung des vorderen Teiles der Leber durch einen Zweig des N. hepaticus wurde bereits (S. 363) erörtert.

Wurden bei *Illex* die Pancreasanhänge vermutlich von den Nervi ductus hepatici (S. 388) aus innerviert, so treten hier besondere, gewöhnlich zwei, Pancreasnerven auf (Fig. 22 *n.pancr.*). Der eine entspringt links von den beiden Lebernerven (*n.duct.hep.*), aber nicht wie diese vom Vorderrande des Ganglions, sondern ein wenig dorsal, also von seiner Unterfläche. Der andre N. pancreaticus entspringt entweder neben dem starken, sofort zu besprechenden Nebenmagennerven (*n.stom.coec.ventr.*) vom linken Ganglionrande, oder er zweigt sogar erst von dem genannten Nerven selbst ab, wie es unsre Abbildung (Fig. 22) dartut. Er läuft dann im Bogen nach vorn und tritt in den linksseitigen Pancreasabschnitt ein, in dem er, ebenso wie der andre Nerv im rechtsseitigen, ein gutes Stück nach vorn verfolgt werden konnte.

Der erwähnte ventrale Nebenmagennerv (Fig. 22 *n.stom.coec.ventr.*) ist bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* meist der stärkste, richtiger gesagt, der breiteste aller vom Magenganglion ausgehenden Nerven; die beiden Hauptmagennerven (*n.stom.ventr.* u. *dors.*), die bei *Illex* (Fig. 21) diesen Rang einnahmen, sind hier nämlich rundlich gestaltet. Bemerkt sei auch, daß der Nebenmagen (*N.*) bei diesen beiden Formen stets eine ansehnliche Entwicklung aufweist. Wenn bei *Illex* der Nebenmagen — den Blindsackzipfel, der bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* übrigens kaum angedeutet ist, nicht eingerechnet — in seiner Länge etwa $2^1/_2$ mal vom Hauptmagen übertroffen wird, so hier höchstens $1^1/_2$ mal. Ferner sind die Windungen des Nebenmagens stets äußerlich als Schneckenlinie sichtbar, wie dies auch in der Fig. 22 angedeutet ist.

Der so außerordentlich breite ventrale Nebenmagennerv (Fig. 22 *n.stom.coec.ventr.*) verstreicht zwischen Nebenmagen und austretendem Mitteldarm (*rect.*) schräg nach hinten. Ehe er unter dem Nebenmagen verschwindet, gibt er noch einen schwächeren Ast ab, der, ebenfalls zwischen Mitteldarm und Nebenmagen, aber schräg nach vorn läuft. Der Hauptstrang entsendet dann weiterhin einesteils Zweige zur Ventralfläche des hintersten Abschnittes des Nebenmagens (*ram.n.stom. coec.ventr.*), wo bei *Illex* der langgezogene Blindsackzipfel ansetzt (vgl. Fig. 21 *Bl.*); andernteils gehen Zweige nach der Stelle, wo der Nebenmagen in den Mitteldarm übergeht und wo in ersteren Pancreas- und Lebergänge einmünden.

Die Nervenzweige dieses Bereiches stehen nun in Verbindung mit einem Nerven, der dorsal vom Ganglion entspringt, dorsal um den Mitteldarm, an den er auch mehrere Fäden abgibt, herumverläuft, um sich schließlich eben mit den vorderen Zweigen des breiten ventralen

Nebenmagennerven zu vereinigen. Dieser dorsale Nerv des Nebenmagens (Fig. 22 *n.stom.coec.dors.*) ist, wie bei *Illex*, gewöhnlich bedeutend schwächer als der ventrale, nur in einigen Fällen kam er letzterem an Breite ziemlich gleich. Während nun aber bei *Illex* diese beiden Nerven nur ausnahmsweise in Verbindung zu stehen scheinen, wurde ihr direkter Zusammenhang bei *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* regelmäßig beobachtet. An der Stelle ihrer Vereinigung entsenden sie hier feine Fäden in das Faltensystem des Nebenmagens.

Der dorsale Nebenmagennerv (Fig. 22 *n.stom.coec.dors.*) gibt übrigens auch einen Zweig nach der dorsalen Fläche des hintersten Nebenmagenabschnittes ab (*ram.n.stom.coec.dors.*), der also gewissermaßen das Gegenstück bildet zu den bereits erwähnten hinteren Verzweigungen des breiten ventralen Nebenmagennerven (*ram.n.stom.coec.ventr.*). Diese entsprechen offenbar ganz dem bei *Illex* getrennt vom Magenganglion entspringenden hinteren ventralen Nebenmagennerven (Fig. 21 *n.stom.coec.ventr.post.*).

Weiterhin entspringen vom G. gastricum von *Ommatostrephes* und *Stenoteuthis* dorsal noch Nerven, die den Mitteldarm (*rect.*) bei seinem Austritt aus dem Magen dorsal innervieren. In der Fig. 22 sind sie eingezeichnet zwischen ventralem Nebenmagennerv (*n.stom.coec.ventr.*) und dorsalem Hauptmagennerv (*n.stom.dors.*). Mit diesen beiden liegen sie natürlich nicht in einer Ebene, sondern sie verlaufen wesentlich tiefer (= dorsaler), wie das, auch bei den übrigen ganz dorsal verlaufenden Nervenzweigen, in der Fig. 22 durch die besonders geartete Strichelung (Strich — Doppelpunkt — Strich) angedeutet ist.

Dem breiten ventralen Nebenmagennerven ungefähr gegenüber entspringen vom vorderen rechten Ganglionrande die beiden N. sympathici (Fig. 22 *n.symp.*). Vermerkt sei, daß auch unpaarer Ursprung mit erst folgender Zweiteilung beobachtet wurde, ja bei einem *Stenoteuthis*-Exemplar konnte trotz allen Suchens überhaupt nur ein einfacher N. sympathicus vom Ganglion aus am Oesophagus hinauf verfolgt werden. Die beiden N. sympathici zeigen hier nicht selten einen, wenn auch geringen, Unterschied in der Stärke. Sie laufen, der eine zunächst dorsal, der andre ventral, am Oesophagus nach oben bzw. vorn. In der Höhe der Leber, wo sie gewöhnlich seitlich am Oesophagus verstreichen, zeigen sie die schon erwähnte (S. 387) Bildung von Schleifen und Anastomosen. Auch von der wechselnden Art ihres Eintritts bzw. Austritts am Unterschlundganglion war bereits ausführlich (S. 384) die Rede.

Wie bei *Illex* entspringen auch hier vom rechten Ganglionrande

zwischen den N. sympathici und dem ventralen Hauptmagennerven (Fig. 22 *n.symp.* u. *n.stom.ventr.*) eine Anzahl Fäden, die den Oesophagus bei seinem Eintritt in den Magen und den vordersten Teil des Hauptmagens selbst ventral innervieren.

Schließlich sei noch einer Reihe dünner Fäden gedacht, die am Mitteldarmrohr (*rect.*) ventral wie dorsal hinaufverfolgt werden konnten (*n.rect.*). Sie nehmen etwa in der Mitte der Dorsalfläche des Ganglions ihren Ursprung, dort, wo auch die bereits genannten Nerven an die Dorsalseite des austretenden Mitteldarms (in Fig. 22 zwischen *n.stom.dors.* und *n.stom.coec.ventr.*) und der dorsale Nebenmagennerv (*n.stom.coec.dors.*) entspringen.

Ganz im allgemeinen sei endlich bemerkt, daß *Ommatostrephes* eine etwas reichere Mageninnervierung aufzuweisen scheint als *Stenoteuthis.* —

Besser als bei *Illex* sind wir hier in der Lage, auf frühere Angaben über das G. gastricum und die von ihm ausgehenden Nerven zurückgreifen zu können. Bereits Hancock bringt darüber ziemlich ausführliche und zutreffende Feststellungen. Bei seiner hier in erster Linie in Betracht kommenden Zeichnung (pl. II, fig. 1) muß man bedenken, daß sie eine Dorsalansicht darstellt; man muß sie also sich von hinten betrachtet vorstellen, um Vergleiche mit meinen Abbildungen (Fig. 10, 11, 21, 22) bequem anstellen zu können. Posselt und Appellöf liefern keine hierher gehörige Zeichnung, diejenigen von Chun und Hillig (Chun, Taf. XLI, Fig. 6; Hillig, S. 790, Textfig. 9) sind wie die meinigen ventral ausgeführt.

Was zunächst Form und Lage des Magenganglions anlangt, so liegen folgende Angaben vor. Hancock beschreibt die Form des Ganglions mit den Worten (S. 11): »a considerable elliptical ganglion« und erinnert damit ebenso wie durch seine Abbildung (pl. I, fig. 1 *z*) eigentlich mehr an das Magenganglion von *Illex* als von *Stenoteuthis* oder *Ommatostrephes.* Appellöf findet es bei *Veranya* (1889, S. 19) »von runder Gestalt und mäßiger Größe«, bei *Chaunoteuthis* (1890, S. 12) ist es »ein längliches gelbliches Gebilde«. Posselt (S. 330) äußert sich über seine Form nicht. Bei *Chiroteuthis* (Chun, S. 275) hat es eine runde und bei *Sepia* (Hillig, S. 790) eine rhombische Gestalt.

Über seine Lage berichtet Hancock (S. 11): »situated on the first stomach or gizzard (= Hauptmagen, d. V.) close to the cardia (= Oesophaguseinmündung)«. In seltener Einmütigkeit wird von den übrigen Autoren das Magenganglion als zwischen Cardia- und Pylorus- (Mitteldarmaustritt, d. V.) Teil des Magens liegend beschrieben; nur Vigelius

(1881, S. 152) spricht von seiner Lage »zwischen Magen und Blinddarm« und hebt außerdem die bedeutende Größe des Magenganglions von *Thysanoteuthis rhombus* hervor.

Wenn wir jetzt weiterhin zu einem Vergleiche der verschiedenen Angaben der Autoren über die einzelnen vom G. gastricum ausstrahlenden Nerven übergehen, so ist dazu die Orientierung nach einem ganz bestimmten Nerven, von dem aus man sich über die andern jeweils noch angegebenen Nervenäste klar wird, recht angebracht. Am besten geeignet hierfür sind die beiden N. sympathici, finden sie doch allenthalben sich auch als solche beschrieben, abgesehen von Appellöf, der überhaupt keine Nerven des Magenganglions nennt. Auf die Angaben über die sympathischen Nerven, nach Posselt (S. 330) »die zwei interessantesten« der Magenganglionnerven, wurde bereits weiter vorn (S. 385) bezug genommen. Zum mindesten ebenso interessant scheint mir ein Eingehen auf die früheren Befunde über die Commissur zwischen G. gastricum und »Venenganglion«, welch letzteren Namen Posselt (S. 330) unserer Commissura visceralis posterior beilegt.

Hancock (S. 11; pl. II, fig. 1 *y*) stellt bei *Ommastrephes todarus* eine Commissur zwischen G. gastricum und Visceralsystem zum ersten Male fest. Wenn er von ihr Äste an das Pancreas (*C*, *C*) abgehen läßt, so kann ich nur betonen, daß ich dieses Verhalten bei *Ommatostrephes* oder *Stenoteuthis* niemals, sondern lediglich bei *Illex* (S. 388; Fig. 11 *n.duct.hep.*) habe beobachten können. Eine Einmündung der Commissur, wie Hancock es darstellt, in das »ganglion on the vena cava« (= Commissura visceralis posterior) selbst ist mir bei allen drei Formen nie vorgekommen; ich habe an den betreffenden Stellen (S. 388 u. 392) zur Genüge ihre Einmündung in die Visceralis- und Branchialisstränge hervorgehoben.

v. Jhering (1877) scheint, soweit ich die Literatur überschaue, in seiner Vergleichenden Anatomie zum ersten Male von der Hancockschen Entdeckung genauer Notiz genommen zu haben. In seiner Besprechung des Nervensystems von *Ommastrephes todarus* an Hand von Hancocks Arbeit lesen wir, nicht ohne ein gewisses Gefühl der Befriedigung, folgendes (S. 258): »Endlich ist noch zu bemerken, daß sich an Stelle der bogenförmigen Commissur, welche bei *Sepia* die inneren Äste der Visceralnerven verbindet, ein großes unpaares, der Vena cava anliegendes Ganglion findet, von dem nach außen die Kiemennerven abgehen, die auch an den Geschlechtsapparat Nerven abgeben, während zwischen ihnen noch zwei starke Nerven entspringen, die teils zum Gefäßsystem treten, teils eine Anastomose mit dem Ganglion gastricum

bilden sollen. Letztere Angabe widerspricht so sehr allem bisher Bekannten, daß sie bis auf weiteres wohl als auf einem Irrtume beruhend angesehen werden muß. Daß Versehen hier leicht vorkommen können, zeigt schon der Umstand zur Genüge, daß die gleiche Behauptung auch für *Sepia* häufig, zuletzt noch von GARNER, gemacht worden ist. Hier ist sie durch CHÉRON widerlegt und *Ommastrephes* schließt sich im Nervensystem so den übrigen Decapoden an, daß es keinem Zweifel unterliegen kann, daß auch hier bei sorgfältiger Nachuntersuchung der Irrtum von HANCOCK in gleicher Weise wird berichtigt werden.« Die angestellte Nachuntersuchung hat nun freilich keine Berichtigung eines Irrtums, sondern die volle Bestätigung des fraglichen Punktes gebracht.

APPELLÖF erwähnt die Commissur gar nicht, POSSELT beschreibt sie (S. 331) genau ebenso wie HANCOCK; es hat fast den Anschein, übrigens auch bei den andern Zweigen des Magenganglions, als zähle POSSELT nur die Befunde seines Vorgängers auf, ohne die betreffenden Zweige selbst verfolgt zu haben.

Unsre Viscerogastralcommissur taucht nun erst wieder bei CARLSON (1905) auf, und zwar, genau genommen, als zum zweiten Male entdeckt, denn HANCOCKS Arbeit ist CARLSON nicht bekannt, wie aus seinem Text (S. 149) hervorgeht: »This ventral visceral nervous complex (= System des N. visceralis, d. V.) is connected with the cerebro-gastric nervous system by a commissure (8) from the left visceral nerve to the gastric ganglion (*g*). This nervous connection has not, to my knowledge, been noted before in the cephalopods.« Wie schon beim N. visceralis (vgl. S. 346 u. 348) so bedeuten auch hier bei der Commissura viscero-gastrica meine Befunde für *Illex illecebrosus* (S. 388) eine volle Bestätigung derjenigen CARLSONS (Pl. VII, Fig. 21, 8). Nicht beobachtet hat dieser Forscher nur den rechten Doppelzweig der Commissur, dessen Einmündung in den rechten N. visceralis oberhalb der hinteren Visceraliscommissur (vgl. Fig. 21 *c.visc.gastr.*) ich stets habe nachweisen können.

CHUN und HILLIG haben bei *Chiroteuthis* bzw. *Sepia* eine Commissur zwischen G. gastricum und Visceralissystem nicht beobachtet.

Es liegt uns weiter ob die Vergleichung der übrigen Magenganglionzweige nach den Feststellungen der einzelnen Forscher.

HANCOCK hat ihre Hauptgruppen schon ungefähr richtig ermittelt (S. 11; pl. II, fig. 1). Er nennt Zweige (*E*) »to the cardiac portion of the gizzard«, die den von mir beschriebenen Fäden entsprechen, welche den vordersten, an der Eintrittsstelle des Oesophagus belegenen Bezirk

des Hauptmagens innervieren. Nach dem Hauptmagen selbst verfolgt Hancock drei ansehnliche Stränge (*B*), die sich allerdings mit unsern zwei Hauptästen nicht recht in Einklang bringen lassen. Leicht erkennt man aber in dem »stout nerve (*A*) to the spiral stomach« den N. stomachi coeci ventralis unsrer Fig. 22 (*n.stom.coec.ventr.*) wieder, dessen Verzweigungen nach dem Hinterabschnitt und der Mitte des Nebenmagens Hancock ganz richtig beobachtet zu haben scheint. Am wenigsten Übereinstimmung zeigt sich beim austretenden Mitteldarm, an den Hancock einen einzigen kümmerlichen Zweig (*D*) verstreichen läßt. Seine Angaben über die Innervierung des Pancreas wurden schon (S. 396) berührt, von einer solchen der Lebergänge lesen wir nichts.

Daß Posselts Angaben über die Magennerven eine bloße Wiedergabe derjenigen Hancocks darzustellen scheinen, wurde bereits gesagt, ebenso, daß bei Appellöf jeglicher Vermerk über einzelne Nerven des Magenganglions fehlt.

Chun (S. 275; Taf. XLI, Fig. 6) verzeichnet für *Chiroteuthis* zwar eine geringere Anzahl Nerven des G. gastricum, die indessen alle Gruppen vertreten. Außer dem N. sympathicus bemerken wir da einen Ast zum Hauptmagen (*r.stom.*), dessen dorsaler Verlauf besonders hervorgehoben wird. Von dem Ast zum Nebenmagen (*r.stom.coec.*) wird interessanterweise auch hier (vgl. S. 393) ein schwächerer Zweig als zum Pancreas abgehend beschrieben. Ein Nerv der Lebergänge (*r.d.hep.*) ist nur in der Einzahl, dafür umso stärker, ausgebildet. Zwei schwächere Äste versorgen den austretenden Mitteldarm (*r*) und (wahrscheinlich) den einmündenden Oesophagus (*r.stom.'*). Der kurze Einblick, den ich betreffs des Magenganglions von *Chiroteuthis* nahm, ließ mich insbesondere auf die reichliche Innervierung der Lebergänge und auf den ansehnlichen Hauptmagennerven aufmerksam werden.

Hillig (S. 790; Textfig. 9) findet bei *Sepia officinalis* im großen und ganzen den hier ermittelten ähnliche Verhältnisse vor. Wenn er vom Spiralmagennerven schreibt (S. 791), »er verzweigt sich hier recht eigenartig, insofern die Nebenäste fast senkrecht zum Hauptast stehen«, so möchte ich nachträglich bemerken, daß mir dasselbe Verhalten bei einzelnen Exemplaren von *Illex illecebrosus* aufgefallen ist.

Am Ende meiner Ausführungen sei mir gestattet, die Ergebnisse meiner Untersuchungen an den drei Formen aus der Familie der Ommatostrephiden kurz zusammenzufassen. Durch die eingefügten Ver-

weise auf diejenigen Stellen meines Textes, wo sich die einzelnen Teile des Nervensystems behandelt finden, wird die folgende Zusammenfassung ein Register ersetzen können.

Zusammenfassung.

Das centrale Nervensystem der drei untersuchten Formen (S. 290) setzt sich aus folgenden Ganglien zusammen:

Ganglion cerebrale (S. 295), Ganglion pedale (S. 299), Ganglion viscerale (S. 301), Ganglion brachiale (S. 304), Ganglion buccale superius (S. 306), Ganglion buccale inferius (308); nebenbei sei genannt das Ganglion pedunculi (S. 299, 311).

Miteinander verbunden sind diese Ganglien durch folgende Commissuren:

1. Commissura cerebro-pedalis oder lateralis (S. 299, 300) zwischen G. cerebrale und G. pedale.
2. Commissura cerebro-brachialis (S. 299, 304) zwischen G. cerebrale und G. brachiale.
3. Commissura cerebro-buccalis (S. 305, 307) zwischen G. cerebrale und G. buccale superius.
4. Commissura brachio-buccalis (S. 305, 307) zwischen G. brachiale und G. buccale superius.
5. Commissura brachio-pedalis (= Brückencommissur) (S. 300, 368) zwischen G. brachiale und G. pedale.
6. Commissura buccalis superior inferior (S. 307, 309) zwischen G. buccale superius und G. buccale inferius.

Hierzu kommen als Commissuren besonderer Art:
Ramus reuniens nervi postorbitalis (S. 306, 317);
Ramus reuniens nervi ophthalmici superioris (S. 306, 316, 317).

Aus dem peripheren Nervensystem sind an ganglionären Bildungen zu nennen:

Ganglion opticum (S. 309), Ganglion branchiale (S. 340, 341), Ganglion stellatum (S. 353, 355), Armwurzelganglion (S. 370), Buccalpfeilerganglion (S. 374), Ganglion gastricum (S. 387--398).

An Commissuren finden sich im peripheren System:

Commissura visceralis anterior (S. 334);
Commissura visceralis posterior (S. 336, 340);
Commissura branchialis (nur bei *Illex*, S. 341);
Commissura viscero-gastrica (S. 336, 388, 392);

Commissura stellaris (S. 359);
Commissura interbrachialis (S. 370).

Was die von den zuerst angeführten centralen Ganglien entspringenden Nerven und deren Verbreitungsgebiet anbelangt, so wurde festgestellt:

I. Vom Ganglion cerebrale aus

1. (1.)[1] Nervus opticus (S. 309) zur Retina;
2. (2.) Nervus olfactorius (S. 311) zur Geruchsgrube;
3. (3.) Nervus ophthalmicus superior (S. 314) zu den dorsalen Schichten des Augenbulbus selbst (Muskel, Argentea externa, Blutgefäße [?], Nähe der Iris), zu der dorsal dem Bulbus aufliegendem Muskulatur; Verbindung mit dem G. brachiale durch den Ramus reuniens (S. 306, 316, 317).

II. Vom Ganglion pedale aus

1. (4.) Nervus postorbitalis (S. 316) zur Muskulatur des Kopfdaches und zum Musculus retractor capitis lateralis; außerdem Verbindung mit dem Ganglion brachiale durch den Ramus reuniens (S. 306, 317).
2. (5.) Nervus oculomotorius posterior (S. 319) zum hinteren ventralen Augenmuskel.
3. (6.) Nervus oculomotorius anterior (S. 320) zum vorderen ventralen Augenmuskel und zur vorderen Ventralfläche des Bulbus.
4. (7.) Nervus infundibuli anterior (S. 323) zum vorderen und mittleren Teile der Trichterwandung, außerdem (nur bei *Illex* nicht beobachtet!) ein feiner Ast zur Trichterklappe, ferner bandförmige Nerven (= rami laterales) zur Außenseite der vorderen ventralen Orbita und zu einem Trichteradductor.
5. (8.) Nervus infundibuli medianus (S. 325) zur Trichterklappe und dorsalen Trichtermuskulatur.
6. (9.) Nervus ophthalmicus inferior (S. 326) zur ventralen äußeren Orbitawand, gegen den Lidrand hin.
7. (10.) Nervi statici (S. 328) zur Außen- und Vorderfläche des statischen Organs.
8. (11.) Nervi retractoris capitis lateralis (S. 328) zum seitlichen Kopfrückziehmuskel und außerdem (= ramus orbitalis *n.retr.cap.lat.* S. 329) zur hinteren Orbita.

---

[1] In Klammern sind die laufenden Nummern angeführt, wie sie in den Überschriften der einzelnen Textabschnitte sich finden.

III. Vom Ganglion viscerale aus

1. (12.) Nervus visceralis (S. 330) versorgt: Vena cava, Trichterdepressoren (S. 332); Enddarm, Tintenbeutel (S. 334), Eingeweidemembran; Herz (S. 337, 341); Nidamentaldrüsen (S. 337, 342); Eileiter, Eileiterdrüse (S. 340, 342); Ovarien (?; S. 342); NEEDHAMsche Tasche (S. 344); Kiemenvene, Kiemenherz und Kiemenarterie (S. 340, 341); die Kiemen selbst (S. 340).
2. (13.) Nervus pallialis (S. 353) zum Mantel und zur Flosse (= *n. pinnalis* S. 354).
3. (14.) Nervus collaris (S. 361) zur mittleren Nackenmuskulatur(?) und zum Musculus retractor capitis lateralis.
4. (15.) Nervus hepaticus (S. 362) zur muskulösen Leberkapsel und zu den Gefäßen des vorderen Leberabschnittes.
5. (16.) Nervus infundibuli posterior (S. 364) zum hinteren Trichterabschnitt und zum mittleren und den beiden seitlichen Trichterorganen (Trichterdrüse).
6. (17.) Nervus venae cavae anterior (S. 365) zur Vena cava.

IV. Vom Ganglion brachiale aus

1. (18.) Nervi brachiales und Nervus tentacularis (S. 367) zu den Armen bzw. zum Tentakel und zur Buccalmembran (S. 374).
2. (19.) Nervi interbrachiales (S. 376) zur Pfeilermuskulatur im Bereiche der Armnervenwurzeln.
3. (20.) Nervi antorbitales superiores (S. 377) zur dorsalen Pfeilermuskulatur des Kopfes.
4. (21.) Nervi antorbitales inferiores (S. 377) zur ventralen Pfeilermuskulatur des Kopfes.

V. Vom Ganglion buccale superius aus

1. (22.) Nervi labiales (S. 379) zu den Lippen, die unmittelbar den hornigen Kiefern anliegen.

VI. Vom Ganglion buccale inferius aus

1. (23.) Nervus mandibularis (S. 380) zur vorderen Unterkiefermuskulatur und zur Submaxillardrüse.
2. (24.) Nervus maxillaris (S. 381) zur hinteren Unterkiefermuskulatur und zu der des Oberkiefers (?).
3. (25.) Nervi linguales (S. 381) zur Zunge und den seitlich davon liegenden Muskelplatten.
4. (26.) Nervus sympathicus (S. 384) auf dem Oesophagus herablaufend zum Magenganglion (= Ganglion gastricum); von diesem aus werden versorgt: Lebergänge und hinterer Leber-

abschnitt, Pancreas (S. 388, 392, 393); Hauptmagen (S. 389, 392); Spiral- oder Nebenmagen (S. 389, 393, 394); Oesophagus (S. 390, 394); Mittel- bzw. Enddarm (S. 390, 394); schließlich sei nochmals erinnert an die Verbindung des Magenganglions mit dem visceralen System: Commissura viscero-gastrica (S. 336, 388, 392).

Daß meine Darstellung des Nervensystems nicht lückenlos ist, zeigen in vorstehender Zusammenstellung die verschiedentlichen Fragezeichen, im Text selbst habe ich auch mehrfach auf Unklarheiten und Unsicherheiten aufmerksam machen müssen. Endgültig dürfte Klarheit geschaffen worden sein in bezug auf die Armnervenringcommissur, die Buccalmembraninnervierung und die Verbindung des visceralen Systems mit dem G. gastricum. Kaum anzunehmen ist, daß die eigenartigen Rami reunientes nicht bald auch bei andern Formen nachgewiesen werden sollten, ebenso die Innervierung der Trichterklappe und des Trichterorgans. Für das viscerale System wäre wünschenswert die auf möglichst viele Formen ausgedehnte Feststellung des Vorhandenseins entsprechender Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Tieren, wie sie mir für *Illex illecebrosus* möglich war. Dabei wäre eine Ergänzung meiner Befunde bezüglich der Innervation der einzelnen Teile der Geschlechtsapparate, insonderheit der Hoden und Ovarien, sehr zu hoffen; dasselbe gilt für einige der größeren Blutgefäße (Aorta anterior und posterior). Gar nicht beobachtet habe ich eine Innervierung der vorderen und hinteren Speicheldrüsen.

Eine Klärung aller dieser Verhältnisse des Nervensystems für einen möglichst weiten Formenbereich wird nicht verfehlen können, auf unsre Anschauungen über die Phylogenie der Cephalopoden fördernd einzuwirken.

Leipzig, im Mai 1913.

Literaturverzeichnis.

Es sollen hier außer denjenigen Arbeiten, die von mir selbst behandelt oder erwähnt worden sind, nur die angeführt werden, die sich in dem ausführlichen Literaturverzeichnis von HILLIG (1912, S. 793), auf das im übrigen verwiesen sei, nicht vorfinden.

1889. A. APPELLÖF, Teuthologische Beiträge I. Bergens Museums Aarsberetning for 1889. Bergen.

1890. — Teuthologische Beiträge II. Bergens Museums Aarsberetning for 1890. Bergen.

1880. J. BROCK, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. VI.

1905. A. J. CARLSON, Comparative Physiologie of the Invertebrate heart. 1. The innervation of the heart. Biol. Bulletin of the Marine Biological Laboraty Woods Holl, Mass. Vol. VIII.

1866. JULES CHÉRON, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Cephalopodes dibranchiaux. Annales d. Sciences Naturelles. Cinquième Série. Zoologie. T. V.

1910. C. CHUN, Die Cephalopoden. 1. Teil. Oegopsiden. Wissensch. Ergebnisse d. Deutschen Tiefsee-Expedition 1898/99. Bd. XVIII. 1. Teil. Text u. Tafeln.

1911. — Cirrothauma Murrayi (n. g., n. sp.), ein blinder Cephalopod. Dekanatsbericht der Phil. Fakultät Univ. Leipzig. Jahrg. 1910/11.

1878. M. J. DIETL, Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. 1. Abt. Sitz.-Ber. d. math.-nat. Klasse d. kaiserlichen Akademie d. Wissenschaften, Wien. Vol. LXXVII. 1. Abt. Aprilheft.

1852. A. HANCOCK, On the Nervous System of Ommastrephes todarus. Annals and Magazine of Natural History. Second Series. Vol. X.

1895. HUXLEY u. PELSENEER, Report on the Spirula. Report on the Scientific Results of Challenger. Summary of Results with Appendix. Second Part.

1877. H. v. JHERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.

1887. G. JATTA, Sopra il così detto ganglio olfattivo dei cefalopodi. Bolletino della Società di Naturalisti in Napoli. Serie 1a. Vol. 1°. Anno 1°, Fasc. 1°.

1887. — La vera origine del nervo olfattivo nei Cefalopodi. Boll. d. Soc. di Naturalisti in Napoli. Serie 1a. Vol. I, 1. Anno 1°. Fasc. 2°.

1889. — La innervazione della braccia dei Cefalopodi. Bolletino della Società di Naturalisti in Napoli. Vol. 3°. Anno 3°. Fasc. 2°.

1878. R. KLEMENSIEVICZ, Beiträge zur Kenntnis d. Farbenwechsel d. Cephalopoden. Sitz.-Ber. d. math.-nat. Kl. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Bd. LXXVIII. 3. Abt. Hft. 1—5.

1888. P. PELSENEER, Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Archives de Biologie. T. VIII. Paris.

1899. P. Pelseneer, Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaiques. Mém. couronnées et Mém. d. savants étrangers, publ. p. l'Académie royale des sciences de Belgique. T. LVII.

1912. G. Pfeffer, Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Zugleich eine monographische Übersicht der Oegopsiden Cephalopoden. Hierzu ein Atlas von 48 Tafeln. Kiel u. Leipzig. Verlag von Lipsius u. Tischer. 1912.

1890. H. J. Posselt, Todarodes sagittatus. En anatomisk Studie. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistorische Forening i. Kjobenhavn.

1890. J. Steiner, Die Funktion des Centralnervensystems der wirbellosen Tiere. Sitz.-Ber. d. kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Jahrg. 1890. 1. Halbb.

1881. W. J. Vigelius, Untersuchungen an Thysanoteuthis rhombus. Mitteil. d. zool. Stat. Neapel. II.

1908. Gr. B. Watkinson, Untersuchungen über die sogenannten »Geruchsorgane« der Cephalopoden. Inaug. Dissert. d. Univ. Zürich. G. Fischer, Jena.

1888. E. Weiss, On some Oigopsid Cuttle-Fishes. Quart. Journ. Micr. Sc. 29.

1909. L. W. Williams, The Anatomy of the Common Squid (Loligo Pealii, Lesueur). Publ. under the Patronage of the American Museum of Natural History. New-York City.

1910. G. Wülker, Über Japanische Cephalopoden. Beitr. z. Kenntnis d. System. u. Anat. d. Dibranchiaten. Inaug. Dissert. d. Univ. Leipzig. Akad. Buchdruck v. Straub, München.

1869. D. Zernoff, Über das Geruchsorgan der Cephalopoden. Bull. Soc. Imp. nat. Moscou.

Erklärung der Abkürzungen.

(Alphabetisch geordnet; gültig für sämtliche Figuren, auch für Tafel IV.)

A., Auge;

aort.ant., Aorta anterior } vordere oder Kopfaorta;
aort.ceph., Aorta cephalica }

art.branch., Arteria branchialis = Kiemenarterie;

art.hep., Arteria hepatica = Leberarterie;

art.pall., Arteria pallialis = Pallial-(Mantel-)arterie;

art.post., Arteria posterior = hintere Arterie;

As., Augensinus;

Bl., Blindsack des Spiral- oder Nebenmagens;

brach. 1, 2, 3, 4, erster (= dorsaler), zweiter, dritter, vierter (= ventraler = Bauch-)Arm;

c.alb., Corpus album = weißer Körper;

cart.nuch., Cartilago nuchalis = Nackenknorpel;

c., Commissura;

c.brach.bucc., Commissura brachio-buccalis = Commissur zwischen Brachial- und Oberschlundganglion;

c.brach.ped., Commissura brachio-pedalis = Commissur zwischen Brachial- und Pedalganglion = Brückencommissur;
c.branch., Commissura branchialis = Commissur zwischen den beiden Nervi branchiales (nur bei *Illex*);
c.bucc.sup.inf., Commissura buccalis superior inferior = Commissur zwischen Ober- und Unterschlundganglion;
c.cer.brach., Commissura cerebro-brachialis = Commissur zwischen Cerebral-(Hirn-) ganglion und Armganglion oder Brachialganglion;
c.cer.bucc., Commissura cerebro-buccalis = Commissur zwischen Cerebral- und Oberschlundganglion;
c.cer.ped., Commissura cerebro-pedalis = *c.lat.*;
c.interbrach., Commissura interbrachialis = Armnerven-Ringcommissur;
c.lat., Commissura lateralis = breite oder Seitencommissur;
c.stell., Commissura stellaris = Commissur zwischen den Ganglia stellata = Sterngangliencommissur;
c.visc.ant., Commissura visceralis anterior = vordere Visceraliscommissur;
c.visc.gastr., Commissura viscero-gastrica = Commissur zwischen Eingeweidesystem und Magenganglion;
c.visc.post., Commissura visceralis posterior = hintere Visceralcommissur;
g., Ganglion; im ♂ Visceralissystem von *Illex* auch: verkümmerte Genitalzweige;
G., Geruchsgrube;
g.brach., = Ganglion brachiale = Brachial-(Arm-)Ganglion;
g.branch., Ganglion branchiale = Kiemenganglion;
g.bucc.inf., Ganglion buccale inferius = Unterschlundganglion;
g.bucc.sup., Ganglion buccale superius = Oberschlundganglion;
g.cer., Ganglion cerebrale = Cerebral-(Hirn-)Ganglion;
g.gastr., Ganglion gastricum = Magenganglion;
gl.nid., Glans nidamentalis = Nidamentaldrüse;
g.opt., Ganglion opticum = Augen-(Opticus-)Ganglion;
g.ped., Ganglion pedale = Pedal-(Fuß-)Ganglion;
g.pedunc., Ganglion pedunculi (= Ganglion olfactorium) = »Geruchsganglion«;
g.stell., Ganglion stellatum = Stellar-(Stern-)Ganglion;
g.visc., Ganglion viscerale = Visceral-(Eingeweide-)Ganglion;
H., Hauptmagen (Stomachus);
hv., Herzvorkammer (Herzohr);
Hv., Herzventrikel, Herzkammer;
K., Knorpel;
Kh., Kiemenherz;
Ko., Orbitaknorpel;
Kr., Knorpelrand;
Kst., Statocystenknorpel;
L. 1, 2, 3, Längsfalten des Halses (1 = ventrale, 3 = dorsale);
Lr., Lidrand;
M., Mantel;
$mu._1$, vorderer ventraler Augenmuskel;
$mu._2$, hinterer ventraler Augenmuskel;
musc.depr.infd., Musculus depressor infundibuli = Herabziehmuskel des Trichters;
N., Blind-, Spiral- oder Nebenmagen (Stomachus coecus);

Ndh., NEEDHAMsche Tasche;
n.antorb.inf., Nervi antorbitales inferiores = Nerven an die ventrale Pfeilermuskulatur;
n.antorb.sup., Nervi antorbitales superiores = Nerven an die dorsale Pfeilermuskulatur;
n.atr., Nervus atramenti = Tintenbeutelnerv;
*n.brach.*1, 2, 3, 4, Nervus brachialis 1, 2, 3, 4 = Nerv des ersten (= Dorsal-), zweiten, dritten, vierten (= Ventral- oder Bauch-)Armes;
n.branch., Nervus branchialis = Kiemennerv;
n.coll., Nervus collaris = Nerv der Nackenmuskulatur;
n.cord., Nervus cordis = Nerv des Herzventrikels, Herznerv;
n.cord.branch.dors., Nervus cordis branchialis dorsalis = dorsaler Kiemenherznerv;
n.cord.branch.ventr., Nervus cordis branchialis ventralis = ventraler Kiemenherznerv;
n.depr.infd., Nervus depressoris infundibuli = Nerv des Trichterdepressors;
n.duct.hep., Nervus ductus hepatici = Nerv zum Lebergang (bei *Illex* auch zum Pancreas) und zum hintersten Leberabschnitt;
n.gl.nid., Nervus glandis nidamentalis = Nidamentaldrüsennerv;
n.hep., Nervus hepaticus = Nerv an die muskulöse Leberkapsel und an den oberen Abschnitt der Leber;
n.lab., Nervi labiales = Lippennerven;
n.lingu., Nervi linguales = Zungennerven;
n.infd.ant., Nervus infundibuli anterior = vorderer Trichternerv;
n.infd.med., Nervus infundibuli medianus = mittlerer Trichternerv;
n.infd.post., Nervus infundibuli posterior = hinterer Trichternerv;
n.mand., Nervus mandibularis = Unterkiefernerv;
n.max., Nervus maxillaris = Oberkiefernerv;
n.oculom.ant., Nervus oculomotorius anterior = vorderer Augenmuskelnerv;
n.oculom.post., Nervus oculomotorius posterior = hinterer Augenmuskelnerv;
n.olf., Nervus olfactorius = Nerv zur Geruchsgrube;
n.opth.inf., Nervus ophthalmicus inferior = unterer Augennerv;
n.ophth.sup., Nervus ophthalmicus superior = oberer Augennerv;
n.opt., Nervus opticus = Sehnerv, Nerv zur Retina;
n.ovar., Nervus ovarialis = Nerv zum Ovarium;
n.ovid., Nervus oviducti = Nerv zum Eileiter;
n.gl.ovid., Nervus glandis oviducti = Nerv zur Eileiterdrüse;
n.pall., Nervus pallialis = Mantelnerv;
n.pall.ext., Nervus pallialis externus = äußerer } Mantelnerv;
n.pall.int., Nervus pallialis internus = innerer } Mantelnerv;
n.pancr., Nervus pancreaticus = Nerv zum Pancreas;
*n.pil.bucc.*1, 2, 3, 4, Nervus pili buccalis 1, 2, 3, 4 = Nerv des ersten (= dorsalen), zweiten, dritten, vierten (= ventralen) Buccalpfeilers;
n.pinn., Nervus pinnalis = Flossennerv;
n.postorb., Nervus postorbitalis = Postorbitalnerv;
n.rect., Nervus recti = Nerv des Mittel- bzw. Enddarms;
n.retr.cap.lat., Nervi retractoris capitis lateralis = Nerven des seitlichen Kopfrückziehmuskels;
n.stat., Nervi statici = Nerven des statischen Organs;

n.stom.coec.dors., Nervus stomachi coeci dorsalis = dorsaler Nerv des Nebenmagens;
n.stom.coec.ventr., Nervus stomachi coeci ventralis = ventraler Nerv des Nebenmagens;
n.stom.coec.ventr.ant., Nervus stomachi coeci ventralis anterior = vorderer ventraler Nerv des Nebenmagens;
n.stom.coec.ventr.post., Nervus stomachi coeci ventralis posterior = hinterer ventraler Nerv des Nebenmagens;
n.stom.dors., Nervus stomachi dorsalis = dorsaler Hauptmagennerv;
n.stom.ventr., Nervus stomachi ventralis = ventraler Hauptmagennerv;
n.symp., Nervus sympathicus = sympathischer Nerv;
n.tent., Nervus tentacularis = Tentakelnerv;
n.vas.def., Nervus vasis deferentis = Nerv des männlichen Leitungsapparates;
n.ven.branch., Nervus venae branchialis = Nerv der Kiemenvene;
n.ven.cav.ant., Nervus venae cavae anterior = vorderer Nerv der Vena cava;
n.ven.cav.post., Nervus venae cavae posterior = hinterer Nerv der Vena cava;
n.visc., Nervus visceralis = Visceral-(Eingeweide-)Nerv;
o., Öffnung im Orbitaknorpel;
oes., Oesophagus;
ovid., Oviductus = Eileiter;
P., Penis = Endstück des nur linksseitig ausgebildeten männlichen Leitungsapparates;
Qu., Querschnitt;
R., Ringfalte oder Ringkante des Halses;
$R._{1,\,2}$, vordere, hintere Ringfalte;
ram.coll.n.infd.post., Ramus collaris nervi infundibuli posterioris = Zweig des hinteren Trichternerven zur Collaris-Muskulatur;
ram.lat.n.infd.ant., Rami laterales nervi infundibuli anterioris = seitliche Zweige des vorderen Trichternerven;
ram.orb.n.retr.cap.lat., Ramus orbitalis nervorum retractoris capitis lateralis = Orbitazweig der Nerven des seitlichen Kopfretraktors;
ram.reun.n.ophth.sup., Ramus reuniens nervi ophthalmici superioris = Verbindungszweig des oberen Augennerven zum Brachialganglion;
ram.reun.n.postorb., Ramus reuniens nervi postorbitalis = Verbindungszweig des Postorbitalnerven zum Brachialganglion;
rect., Rectum bzw. Mitteldarm;
s., Schleifenbildung;
T., Trichter;
Tg., Trichtergrube;
Tk., Trichterknorpel;
Tkh., Hinterende des Trichterknorpels;
Tkl., Trichterklappe;
Tkv., Vorderende des Trichterknorpels;
trm., Nervenzweig an das mittlere Trichterorgan;
trs., Nervenzweig an das seitliche Trichterorgan;
Tw., Trichterwand.

Übersicht über die (Text-)Figuren.

Erläuterung der Tafelfigur.

Tafel IV.

Das centrale Nervensystem von *Stenoteuthis Bartrami*, linke Seite. Vergr. etwa $3^1/_2$: 1.

Die Entwicklung von Strongylocentrotus lividus. (Echinus microtuberculatus, Arbacia pustulosa.)

Von

Leopold v. Ubisch.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Mit 20 Figuren im Text und Tafel V—VII.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung, Material, Methoden.

Seitdem Johannes Müller (13) das Interesse der Zoologen für die Echinodermenlarven erweckt hat, ist deren Entwicklung sowie die Metamorphose, was die äußerlich sichtbaren Veränderungen anbetrifft, in vielen Arbeiten beschrieben worden. Über die inneren Vorgänge bei der Metamorphose konnte erst Klarheit geschaffen werden, als man daran ging, auf Schnittserien die Entwicklung zu studieren.

Für die regulären Seeigel, mit denen wir uns hier beschäftigen wollen, ist diese Aufgabe in erster Linie von Mc. Bride (7) gelöst worden. Mit demselben Gegenstand beschäftigt sich eine vorläufige Mitteilung von Théel (16). Im wesentlichen stimmen die Beobachtungen beider Forscher überein, im einzelnen fehlt es nicht ganz an Meinungsverschiedenheiten.

Mir stand ein recht umfangreiches Material von Larven und jungen Seeigeln von *Strongylocentrotus lividus*, *Echinus microtuberculatus* und *Arbacia pustulosa* zur Verfügung, das von Zuchten herstammte, die

Herr Professor GIESBRECHT in Neapel gemacht hat und mir von Herrn Geheimrat BOVERI zur Bearbeitung übergeben wurde. Ich möchte nicht versäumen an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat BOVERI für das freundliche Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte und die vielseitigen Anregungen meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Bei meinen Untersuchungen konnte ich im wesentlichen die Beobachtungen MC. BRIDES und THÉELS bestätigen. Einige Lücken sind ausgefüllt worden, einige Vorgänge glaube ich anders erklären zu müssen.

Ich habe den Versuch gemacht, durch möglichst genaue Schnittführung und Beigabe einer größeren Anzahl plastisch gezeichneter Schemata das Verständnis der verwickelten Entwicklungsvorgänge zu erleichtern.

Die mir zur Verfügung stehenden Objekte waren in neutralem Formol konserviert. Gefärbt wurde meistens mit Boraxcarmin und Lichtgrün oder Bleu de Lyon. Die Schnitte wurden 5—10 μ dick gehalten und im Verhältnis zur Larvenmedianebene horizontal, transversal oder sagittal geführt.

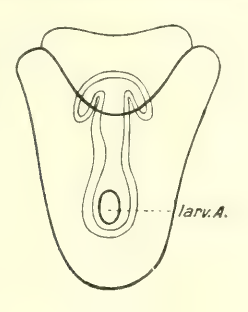
Eine besonders sorgfältige Behandlung ist erforderlich bei der Entkalkung junger Seeigel. Es wurde mit $^1/_{10}$—$^1/_{20}$% Salzsäure gearbeitet, da bei Anwendung stärker prozentiger Säure kleine Gasblasen entstehen, welche die Gewebe schädigen. Eine so vorsichtige Entkalkung dauert allerdings sehr lange, es ist aber dann auch möglich, Seeigel von beliebiger Größe zu schneiden. Die organischen Reste der Stacheln, Skeletplatten, Kalkteile der Laterne lassen sich aufs beste untersuchen.

Bei jungen Seeigeln bis etwa 1 mm Größe macht es keine Schwierigkeiten das vollständige Skelet mitzuschneiden. Um ein Zerreißen der Schnitte zu verhindern, genügt eine mäßig harte Einbettung in Celloidin-Paraffin. Schnittfig. 17 zeigt, daß selbst die Zähne auf Serienschnitten die Struktur ihrer Kalklamellen gut erkennen lassen.

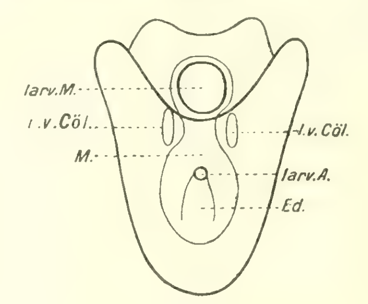
Die Abbildungen beziehen sich mit geringen Ausnahmen (siehe Tafelerklärung) auf *Strongylocentrotus*. Die inneren Entwicklungsvorgänge verlaufen bei den drei untersuchten Gruppen so übereinstimmend, daß es nur selten nötig ist, auf kleine Verschiedenheiten hinzuweisen. Was also im Abschnitt 2 und 3 dieser Arbeit von *Strongylocentrotus lividus* gesagt ist, gilt auch für *Echinus microtuberculatus* und *Arbacia pustulosa*.

II. Die Anlage der Organe.

In der vorliegenden Arbeit glaube ich die äußeren Veränderungen, welche die Larven durchmachen, unberücksichtigt lassen zu können,



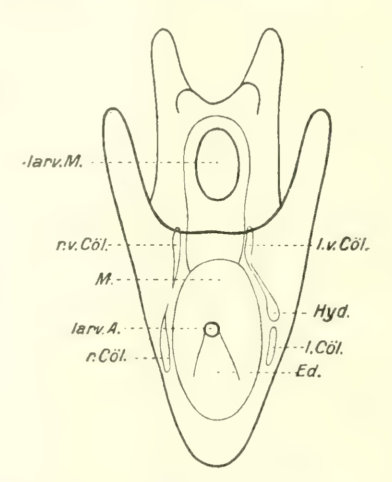
Textfig. *a*.
Pluteus vor Abschnürung des Cöloms. Schematisch.



Textfig. *b*.
Pluteus nach Aschnürung des Cöloms, das sich in ein rechtes und linkes Stück teilt. Schematisch.

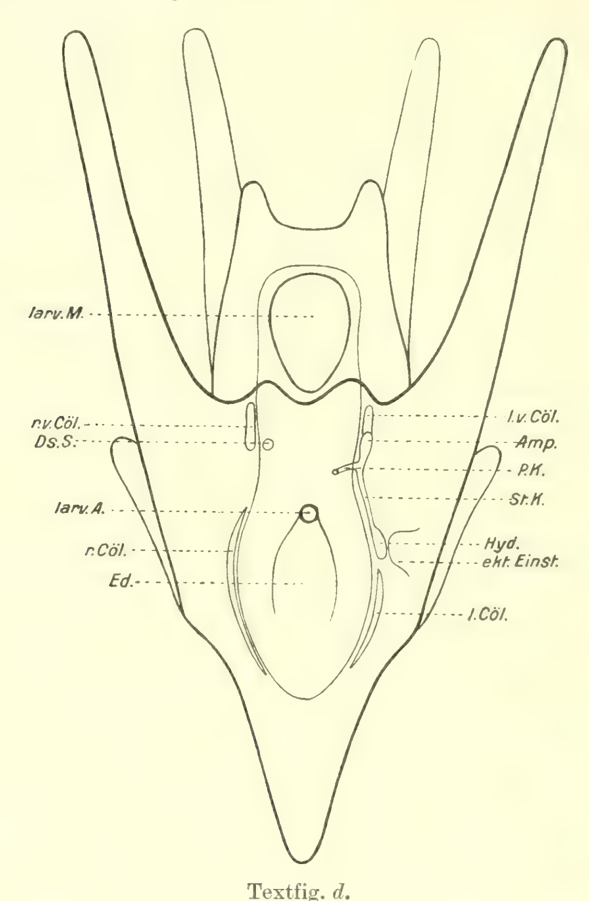
da sie oft beschrieben und hinlänglich bekannt sind. Ich werde mich daher in der Hauptsache darauf beschränken, die Entwicklung der eigentlichen Seeigelanlage zu untersuchen. Außerdem werden die Organe der Larve, die ganz oder teilweise vom Imago übernommen werden, wie z. B. Darmkanal und Cölom berücksichtigt werden.

Die jüngsten von mir untersuchten Larven befanden sich in einem Altersstadium, das durch das Vorhandensein von vier Fortsätzen charakterisiert ist. Die Seeigelanlage war bereits in der Entwicklung begriffen, und ich möchte daher kurz die vorhergehenden Vorgänge erläutern, soweit sie zum Verständnis notwendig sind, indem ich mich an Mc. Brides Darstellung halte. Kurz nach Bildung des Urmundes verbreitert sich das freie im Innern der Larve liegende Ende des Urdarmes (Textfig. *a*) und schnürt schließlich ein Bläschen ab, das sich sogleich in ein rechtes und linkes teilt (Textfig. *b*, *r.v.* u. *l.v.Cöl.*). Während das blinde Ende des



Textfig. *c*.
Vier-Fortsätze-Stadium. Teilung in rechtes und linkes vorderes und hinteres Cölom. Schematisch.

Urdarmes nun mit einer ihm entgegenwachsenden ectodermalen Einstülpung, dem späteren larvalen Mund (*larv. M.*) verwächst, und damit der Verdauungstractus der Larve im wesentlichen fertig angelegt ist, teilen sich die abgeschnürten Bläschen in je ein vorderes und hinteres Stück. Die beiden hinteren Tochterbläschen liefern das rechte und linke Cölom (Textfig. *c*, *r.* u. *l. Cöl.*).



Textfig. *d*.

Älterer *Pluteus*. Cölom und Hydrocöl in allen Teilen erkennbar. Schematisch.

Das linke vordere Tochterbläschen verbindet sich mit der Außenwelt durch einen Kanal, der dorsal, dicht links neben der larvalen Medianebene mündet (*P. K.* Textfig. *d*). Ferner entsendet es einen Schlauch, dessen Ende sich kolbenförmig verdickt, schräg nach links hinten, so daß er sich in der mittleren Höhe des Larvenmagens der linken Larvenseite nähert. Dieser Kolben ist die Anlage des Wasser-

gefäßsystems des Seeigels (*Hyd.* Textfig. *c*). Der Rest des Bläschens, der in seiner ursprünglichen Lage verbleibt, liefert die sogenannte Ampulle (*Amp.*) und das vordere linke Cölom. Der Kanal, der die Ampulle mit der Außenwelt verbindet, wird zum Porenkanal, der Kanal, der sie mit der kolbenförmigen Verdickung verbindet, zum Steinkanal (Textfig. *d*, *St.K.*).

Das rechte vordere Bläschen bleibt in der Entwicklung zurück, schnürt aber dann ein kleines zuerst kompaktes, später bläschenförmiges Gebilde ab, das Mc. Bride als Äquivalent zum linken Hydrocöl ansieht (*Ds. S.* Textfig. *d*). Auf die Gründe, welche für und gegen diese Annahme sprechen, komme ich später zurück, wenn über einige Doppelbildungen gesprochen werden soll, die sich unter meinen Larven fanden. Ich will das kleine Gebilde mit dem indifferenten Namen Dorsalsack bezeichnen, den schon Bury (1) gebraucht hat.

Sobald sich das linke Hydrocöl (*Hyd.* Textfig. *d*) in Form jenes erwähnten Kolbens gebildet hat, stülpt sich an der ihm am nächsten liegenden Stelle der linken Larvenseite das Ectoderm zu einem Säckchen ein, dessen blindes Ende schnell mehrschichtig wird und sich dem Hydrocöl dicht anlegt. Dieses Stadium hatten meine jüngsten Larven erreicht wie es Schnittfig. 1 zeigt (vgl. auch Textfig. *d*, *ekt. Einst.*).

Die hinteren Cölomanlagen sind inzwischen zu tellerförmigen flachen Blasen geworden, die zu beiden Seiten Magen und Enddarm der Larve umfassen. Jedoch berühren sie sich in diesem Stadium gegenseitig weder ventral noch dorsal. Auch das Hinterende des Magens wird von ihnen nicht bedeckt. Das linke Cölom reicht nicht ganz bis zum Hydrocöl nach vorn, wie es Textfig. *d* erkennen läßt. Später wächst es weiter, umgreift die Hydrocölanlage halbmondförmig, um sie schließlich ganz zu umwachsen. Es entsteht demnach ein doppelwandiger Cölomring, der dem Magen mit seiner Fläche aufliegt. Im freien Mittelraum des Ringes liegt das Hydrocöl wie ein Uhrschälchen auf einem Holzring, der wiederum auf einem Tisch (dem Magen) aufliegt.

Schnitt 1, ein schräger Querschnitt durch einen Pluteus, zeigt neben dem Anschnitt des Magens (*M*) das kolbenförmige Hydrocöl (*Hyd.*) mit dem dünnwandigen Steinkanal (*St.K.*). Ferner ist der mehrschichtige Boden der Ectodermeinstülpung erkennbar, der sich dem Hydrocöl bereits fast angelegt hat (*Ekt. Bd.*). Ich werde ihn stets kurz mit »Ectodermboden« bezeichnen. Der noch breite Eingang zu der durch die Einstülpung gebildeten Tasche wird sich später verengern und dadurch die sogenannte Amnionhöhle entstehen lassen (*Amn.*). In der Larvenhaut sehen wir zwei mehrschichtige Zellkomplexe. Es

sind dies die Querschnitte durch die Wimperschnur (*Wp.*), die die beiden linken Larvenfortsätze begleitet. (Es sind der linke hintere Dorsalfortsatz und linke Präoralfortsatz.) Außerdem finden wir einige amöboide Wanderzellen (*Wz.*) vor.

Der Kolben des Hydrocöls beginnt sich nun nach der Ectodermeinstülpung abzuflachen und nimmt schließlich eine tellerförmige Gestalt an mit der convexen Seite nach dem Magen, der concaven nach dem Ectoderm zu. Gleichzeitig machen sich am Rande des »Tellers« fünf Vorstülpungen bemerkbar, die Anlagen der fünf Primärtentakel. Noch bevor diese deutlich angelegt sind, wenn das Hydrocöl also noch kolbenförmig ist, erhält es an dem nach dem Hinterende der Larve gerichteten Ende eine erst seichte, dann bis in die Mitte des Hydrocöls reichende Einkerbung (Schnittfig. 2, zwischen *IV* und *V*). Auf Schnittfig. 2 sind ferner vier der Primärtentakel als schwache Buckel erkennbar. Der fünfte (*III*) ist infolge seiner Lage dicht am Magen stärker aufgerichtet und daher nicht im Schnitt getroffen (*I—V*).

Auf dem optischen Schnitt 3 können wir das weitere Schicksal des Hydrocöls verfolgen. Das blinde Ende der Kerbe hat sich etwas erweitert, während ihre Mündung sich verengert. Etwas später verwachsen die im Schnitt 3 mit * bezeichneten Stellen miteinander und damit ist der Ringkanal des Hydrocöls hergestellt. Schnitt 4 zeigt ein Objekt in demselben Alter wie Schnitt 2 im Querschnitt. Wir sehen das Hydrocöl mit zwei der sanft empor gebogenen Primärtentakel. Dicht über dem Hydrocöl liegt der mehrschichtige Ectodermboden (*Ect.Bd.*). Der offene Sack der Einstülpung, den noch Schnittfig. 1 zeigte, hat sich nun schon zur Amnionhöhle (*Amn.*) mit engem Ausgang umgebildet. Ferner finden wir den Anschnitt des Magens und auf beiden Seiten des Hydrocöls die Querschnitte des doppelwandigen Ringes des linken Cöloms, dessen Bildung oben beschrieben ist (*l.Cöl.*). Die Primärtentakel wachsen nun heran und müssen daher den dicht aufliegenden Ectodermboden an den Stellen, wo sie auf ihn stoßen, in die Amnionhöhle zurückstülpen. Es entstehen dadurch fünf radiale ins Innere der Amnionhöhle ragende Buckel. Schnittfig. 5 läßt bei * zwei derselben erkennen.

Am linken Cölom, das inzwischen, wie oben beschrieben, das Hydrocöl umwachsen hat, ohne sich jedoch völlig zwischen Ringkanal und Magen einzuschieben, haben sich wichtige Veränderungen vollzogen.

Das äußere Blatt sowohl des rechten wie des linken Cölomsackes ist etwas dickwandiger geworden als das innere. Während das letztere,

dem Magen ziemlich dicht anliegend, dauernd eine ganz feine Lamelle mit vereinzelten flachen Kernen darstellt, sind im äußeren Blatt die Kerne häufiger und die Zellen nehmen eine mehr kubische Form an. Besonders stark ist diese Verdickung am äußeren Blatt des linken Cöloms in der Umgebung des Hydrocöls (Schnittfig. 4 und 5). Hier drängt sich das äußere Cölomblatt zwischen je zwei der Primärtentakel und bildet auf diese Weise fünf stumpfe Spitzen, die in der Richtung nach dem Centrum der Anlage über den Ringkanal hinüberwachsen. Da diese Gebilde, wie Mc. Bride (7), Théel (16) und Grave (3) gefunden haben, die erste Anlage der späteren Laterne darstellen, seien sie als Zahnsäcke (»dental sacs« bei Mc. Bride) bezeichnet. Schnittfig. 5 zeigt zwei dieser Anlagen (*Z.S.*) zwischen drei Primärtentakel (*P.T.*) eingeschoben. Man erkennt ihren Zusammenhang mit dem Cölom. Der Schnitt ist also ein wenig seitlich von der Mittellinie der ganzen Anlage geführt, so daß er den Ringkanal, der sich nun schon geschlossen hat (vgl. Schnittfig. 3), nicht mehr trifft.

Der Ectodermboden wird nun auch durch diese fünf Zahnsäcke in die Amnionhöhle zurückgestülpt, so daß wir außer den fünf durch die Primärtentakel veranlaßten Buckeln (vgl. die mit ∗ bezeichneten Stellen) in der Amnionhöhle noch fünf weitere kleinere vorfinden. Auf Schnittfig. 5 sind entsprechend den zwei getroffenen Zahnsäcken zwei dieser Buckel zu sehen und mit † bezeichnet.

Da die Zahnsäcke centralwärts, die Primärtentakel aber in diesem jungen Stadium centrifugalwärts wachsen, kommen die durch die ersteren veranlaßten Wölbungen in der Amnionhöhle mehr central zu liegen als die von den Primärtentakeln erzeugten.

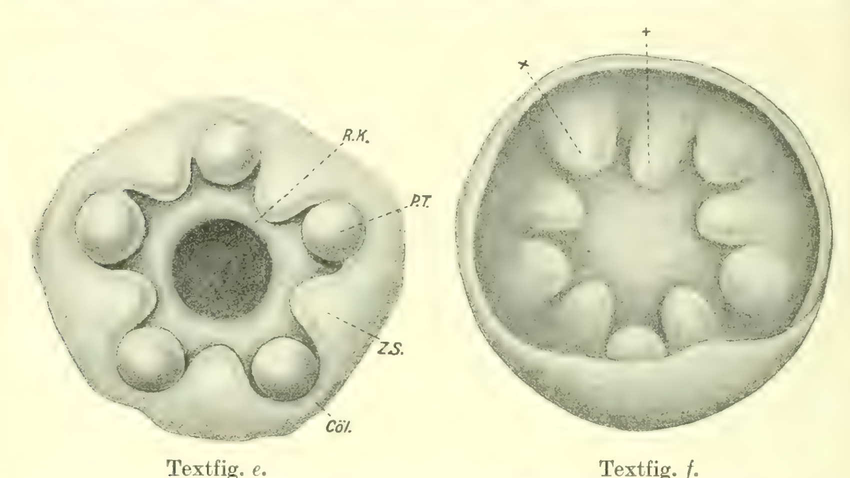
Schnittfig. 6 zeigt denselben Vorgang an einem noch weiter sagittal geführten Schnitt. Wir sehen zwei Primärtentakel (*P.T.*) mit ihrem ectodermalen Überzug und zwischen ihnen in Verbindung mit dem äußeren Cölomblatt einen der Zahnsäcke (*Z.S.*). Auch er ist vom Ectodermboden bedeckt, und es zeigt sich deutlich die in die Amnionhöhle ragende zwischen den beiden Primärtentakeln gelegene Spitze.

Textfig. *e* und *f* stellen schematische Rekonstruktionen dieses Stadiums dar. Textfig. *e* zeigt nur Hydrocöl und Cölom, alle darüber liegenden ectodermalen Gewebe sind entfernt zu denken. Man sieht dann auf den bereits geschlossenen Ringkanal (*R.K.*) mit den fünf Primärtentakeln (*P.T.*), deren Enden dem Beschauer zugekehrt sind. Zwischen ihnen greifen die Zahnsäcke (*Z.S.*) über den Ringkanal. Textfig. *f* zeigt die zu derselben Anlage gehörenden ectodermalen Teile. Wir blicken in die Amnionhöhle, deren Dach zum größten Teil ent-

fernt ist, hinein und sehen dort die fünf peripheren Tentakelbuckel (×) und fünf mehr centralen Zahnbuckel (+).

Die Darstellung dieser Vorgänge stimmt im wesentlichen mit der von Mc. Bride gegebenen überein. Nur gibt er an, daß die Zahnsäcke erst einige Tage nach den ectodermalen Falten entstehen, die ihnen in der Amnionhöhle entsprechen. Er nennt diese von mir mit + bezeichneten Ectodermbuckel Epineuralfalten, da sie die Epineuralkanäle zu liefern bestimmt sind.

Aus Théels Beschreibung geht nicht mit Klarheit hervor, in welcher zeitlichen Reihenfolge Zahnsäcke und Epineuralfalten entstehen.



Textfig. *e*.
Hydrocöl und Cölom. Bildung der Zahnsäcke. Schematisch.

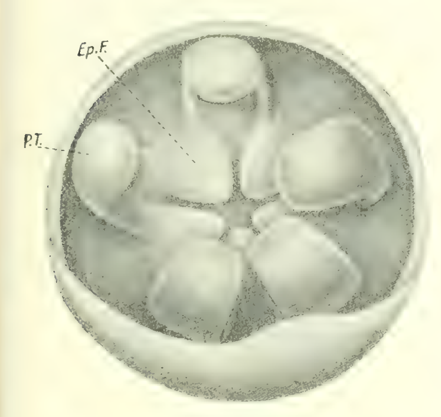
Textfig. *f*.
Die ectodermalen Teile der Seeigelanlage zur Textfig. *e*, Bildung der Epineuralfalten. Schematisch.

Wie oben dargestellt, beobachtete ich, daß zuerst die Zahnsäcke entstehen. Das zeigte mir ein Präparat, bei dem die Zahnsäcke schon deutlich angelegt, von Epineuralfalten aber noch keine Spur zu sehen ist. Auch der optische Schnitt Fig. 3 gehört einem Objekt an, das bereits die ersten Anlagen der Zahnsäcke (*Z.S.*) erkennen läßt, während bei einem so jungen Pluteus von der Bildung der Epineuralfalten noch nicht die Rede sein kann.

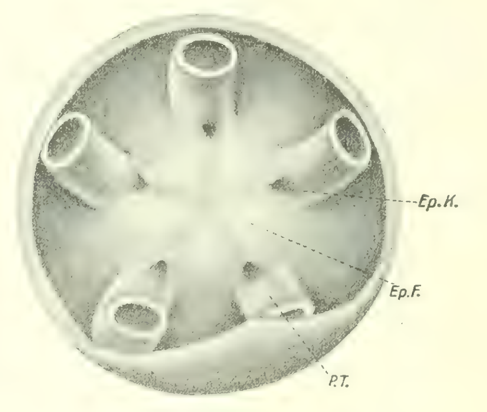
Während die Zahnsäcke sich vorläufig verhältnismäßig langsam weiter entwickeln, wuchern die Epineuralfalten in centraler Richtung schnell fort, bis sich ihre Spitzen über der Mitte des Ectodermbodens in der Amnionhöhle treffen. Schnittfig. 7 zeigt diesen Moment.

Wir finden links einen Primärtentakel annähernd längs geschnitten, in der Mitte einen solchen quer, rechts ist nur der Ectodermüberzug

des dritten angeschnitten. Zwischen ihnen liegen zwei Zahnsäcke. Über dem quergeschnittenen Primärtentakel in der Mitte finden wir den mehrschichtigen »Ectodermboden« und über ihn wölben sich die Epineuralfalten (*Ep.F.*). Ihre Spitzen berühren sich beinahe. Textfig. *g* zeigt im Schema denselben Entwicklungszustand. Wie bei Textfig. *f* sehen wir in die Amnionhöhle hinein, wo zwei der bedeutend herangewachsenen Primärtentakel nach außen gebogen sind, um die darunter liegenden Epineuralfalten zu zeigen. Ein Vergleich mit Textfig. *f* zeigt, daß sie sehr an Ausdehnung gewonnen haben und daß sich ihre Spitzen und seitlichen Kanten einander nähern.



Textfig. *g*.
Wie Textfig. *f*. Älteres Stadium. Schematisch.



Textfig. *h*.
Wie Textfig. *g*. Älteres Stadium. Verschmelzung der Epineuralfalten. Schematisch.

Hierauf verwachsen zuerst die Spitzen, dann von dort aus weiter und weiter auch die Kanten der Epineuralfalten. Schließlich bleibt nur über jedem der Primärtentakel eine kleine Öffnung in die Amnionhöhle bestehen. Textfig. *h* zeigt diesen Vorgang. Zum Verständnis genügt ein Vergleich mit Textfig. *f* und *g*. Auf Fig. *h* sind die nun noch größer gewordenen Primärtentakel abgeschnitten.

Wir haben damit ein Stadium erreicht, dessen Kenntnis zum Verständnis aller weiteren Vorgänge von größter Wichtigkeit ist. Denn es sind jetzt fast alle wichtigen Organsysteme, mit denen wir uns nachher immer wieder zu beschäftigen haben, in ihren Anlagen erkennbar.

So einfach die Entstehung und Verwachsung der Epineuralfalten ist, so schwierig ist es, sich die Verhältnisse, die dadurch geschaffen werden, aus Schnitten klar zu machen. Schnittfig. 8 und Textfig. *i* mögen zur Illustration der folgenden Beschreibung dienen.

Wie bei der Entstehungsweise der Epineuralfalten selbstverständlich ist, sind diese nicht kompakt, sondern umschließen ein Lumen. Diese fünf Lumina verschmelzen, nachdem sich die Epineuralfalten über dem Ectodermboden vereinigt haben. Es entsteht dadurch zwischen der oberen und unteren Wandung der Epineuralfalten ein Hohlraumsystem, dessen Centrum in der Mitte der Seeigelanlage liegt und fünf interradiale Kanäle besitzt, die bei je einem Zahnsäckchen in das Pluteusinnere münden. Die betreffende Stelle ist auf Schnittfig. 8 und Textfig. *i* durch ✻ bezeichnet. Dies Hohlraumsystem wird später mit skeletbildenden Zellen angefüllt und es entstehen hier die Kalkplatten der Oralseite. Es sei daher als skelettogener Raum bezeichnet (*Sk.R.*). Die Lamelle, die es nach dem Ectodermboden begrenzt, heiße Epineurallamelle (*Ep.L.*), die welche es gegen die Amnionhöhle abschließt, Epidermallamelle (*Ed.L.*), da sie später den größten Teil der Epidermis des Seeigels zu liefern bestimmt ist. Ein zweites ähnliches Hohlraumsystem liegt zwischen dem »Ectodermboden« und der Epineurallamelle. Dieses System hat seinen Centralraum senkrecht unter dem skelettogenen Raum. Es besitzt fünf Ausführgänge, die nun aber radial über je einem Primärtentakel in die Amnionhöhle münden. Diese Gänge werden später zu den Epineuralkanälen, das ganze System soll daher als Epineuralraum (*Ep.R.*) bezeichnet werden. Die Mündungsstelle der Ausführgänge in die Amnionhöhle ist auf Schnittfig. 8 mit + bezeichnet. Es sind dies die fünf Öffnungen, die uns schon Textfig. *h* in der Aufsicht zeigte und die durch das unvollkommene seitliche Verwachsen der Epineuralfalten entstanden sind.



Textfig. *i*.
Halb durchgeschnittene Seeigelanlage. Alter wie bei Textfig. *h*. Schematisch.

Nach dieser allgemeinen Darstellung möge noch auf Schnittfig. 8 eingegangen werden.

Entsprechend Schnittfig. 7 ist links ein Primärtentakel längs, rechts ein solcher quer getroffen. Zwischen beiden und ganz rechts finden wir je ein Zahnsäckchen. Der längsgetroffene Primärtentakel ist von seinem Ectodermüberzug bedeckt, der kontinuierlich in den »Ectodermboden«, weiter in die Epineurallamelle, dann die epidermale Lamelle der verwachsenen Epineuralfalten übergeht, um schließlich

das Dach der Amnionhöhle zu bilden. Die Öffnung der Amnionhöhle in die Außenwelt ist nicht getroffen, da der Schnitt nicht genau median geführt ist.

An die Amnionhöhle legen sich im Innern der Larve vereinzelte Wanderzellen (*Wz.*) an, deren Zahl sich später sehr vergrößern wird.

III. Die weitere Entwicklung der Organsysteme.

Die nun folgende Entwicklungsperiode zeichnet sich weniger durch Bildung neuer Anlagen als vielmehr durch eine starke Umdifferenzierung der vorhandenen Gewebe aus.

Das Wassergefäßsystem. Den Ringkanal zeigt Schnittfig. 9 noch unverändert. Jedoch bildet sich in dem von ihm umkreisten Raum ein starker Muskel aus, der senkrecht zu der Ebene steht, in der der Ring liegt (*Musk.*). Die Muskelfibrillen werden von Zellen des Hydrocöls abgeschieden, deren Kerne eine längliche Form annehmen. Schnittfig. 9 zeigt den Beginn der Muskelbildung. Der Muskel wird schließlich so stark, daß er den vom Ringkanal umschlossenen Raum fast völlig ausfüllt und nur ein enges Lumen behält, in dem man gelegentlich fibrilläres Gewebe und vereinzelte Kerne, wohl Wanderzellen angehörend, vorfindet.

Wozu dient dieser Muskel? Wir finden ihn unverändert (vgl. Schnittfig. 9, 10, 13, 14, 15) bis zu dem Zeitpunkt, in dem der definitive Oesophagus den Ringkanal durchbricht (Schnittfig. 17). Dann wird der Muskel wahrscheinlich resorbiert, jedenfalls war ich nicht imstande, noch irgendwelche Spuren von ihm aufzufinden. Solange er existiert, muß seine Kontraktion eine Verengerung des überaus geräumigen Ringkanals und mithin eine Verdrängung der in diesem befindlichen Flüssigkeit in die Primärtentakel bewirken. Eine Streckung der Primärtentakel wäre die wahrscheinliche Folge. Gegen diese Erklärung ließen sich allerdings Einwände vorbringen: Vor der Metamorphose treten die Primärtentakel nicht in Funktion. Später bewegt sich zwar der junge Seeigel mit ihrer Hilfe, aber die Primärtentakel sind zu diesem Zweck selbst mit kräftiger Muskulatur versehen wie später alle Ambulacralfüßchen. Und daß diese Muskulatur ausreichend ist, beweist das Fehlen des besprochenen Muskels nach Bildung des definitiven Oesophagus. Am nächstliegenden wäre es, anzunehmen, daß nach Bildung des definitiven Oesophagus der Muskel diesen in Form feiner Fibrillen umgibt, deren Kontraktion eine Verkürzung des Oesophagus und damit vielleicht eine Art Schluckbewegung bewirken würde. In der Tat ist der imaginale Oesophagus mit längs

und quer verlaufenden Muskelfasern ausgestattet. Aber diese Muskeln sind so bedeutend entwickelt, daß es nicht zulässig erscheint, ihre Entstehung von dem larvalen Muskel herzuleiten. In Höhe des Ringkanals, wo er sich finden müßte, war es mir aber nicht möglich, Reste von ihm am fertigen Tier aufzufinden.

Auf Schnitt 10 zeigt das Wassergefäßsystem weitere Veränderungen. Deutlicher als vorher tritt der Gegensatz von Radiärkanälen und Primärtentakeln in Erscheinung. Wenn wir vom Ringkanal ausgehen, gelangen wir zunächst in einen in der Ebene des Ringes distal verlaufenden Kanal. Dies ist der Radiärkanal bis zu der Stelle, wo er eine kleine Erweiterung erfährt, um dann etwa rechtwinklig umzubiegen. Von der Umbiegungsstelle an gehört der Kanal zum Primärtentakel. Die Erweiterung an der Umbiegungsstelle (*Amp.* Schnittfig. 10, 13, 14, 15) ist die Ampulle des Primärtentakels. In der Mitte des Radiärkanals treffen wir ebenfalls eine Erweiterung. Es ist dies die Stelle, an der das erste Ambulacralfüßchenpaar gebildet wird. Schnittfig. 11 (*Amb.F.*) zeigt dieselbe Stelle im Querschnitt. Bekanntlich alternieren die Ambulacralfüßchen beim ausgewachsenen Tier. Während der Entstehung sind die Abstände je zweier Ambulacralfüßchen so gering, daß man sie, wie in Schnittfig. 11, mit einem nur wenig schräg geführten Schnitt beide treffen kann. Später rücken sie infolge weiterer Streckung des Radiärkanals mehr auseinander.

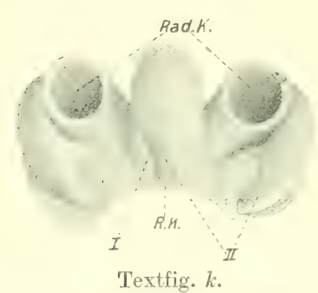
An den Primärtentakeln sind zwischen dem Epithel des Hydrocöls und dem ectodermalen Überzug Längsmuskeln abgeschieden worden, ein Vorgang, dessen Beginn Schnittfig. 9 zeigt. Schließlich wird an den Enden der Primärtentakeln ein kräftiger Saugnapf angelegt (Schnittfig. 15). Bereits auf Schnittfig. 9 finden wir im Innern des Hydrocöls vereinzelte Zellen. Sie entstehen durch Auswanderung aus dem Epithel des Hydrocöls, wie z. B. Schnittfig. 15 sehr schön zeigt. Wir haben es mit den amöboiden Zellen zu tun, die während der ganzen Lebenszeit des Tieres in der Flüssigkeit, die das Hydrocöl anfüllt, vorgefunden werden. Ein Vergleich von Schnittfig. 15 und 19 zeigt uns endlich, daß der Ringkanal im Verhältnis zur Größe des Tieres nach völlig beendeter Metamorphose sehr bedeutend an Umfang abnimmt. Mc. Bride (7) gibt an, daß "the hydrocöle loses a great deal of the turgidity which it possessed just before metamorphosis . . . ." Noch verstärkt wird der Unterschied in der relativen Größe des Ringkanals durch sein geringes Wachstum nach der Metamorphose im Verhältnis zum rapiden Wachstum des ganzen Tieres.

Das Nervensystem und die Epineuralkanäle. Schon Schnittfig. 8 zeigte uns, daß der »Ectodermboden« bedeutend dicker ist als die beiden andern ectodermalen Lamellen (*Ep.L.* und *Ed.L.*). Die Zellen des »Ectodermbodens« werden, indem sie an ihrer basalen Seite Nervenfibrillen abscheiden nach der freien Seite verschoben. Schnittfig. 10 zeigt uns bereits ein deutlich in Ganglienzellen und Faserschicht geschiedenes Nervensystem. Die Abscheidung von Fasern geht jedoch nicht am ganzen Ectodermboden vor sich, sondern nur dort, wo derselbe dem Ringkanal und den Radiärkanälen aufliegt. Es entsteht auf diese Weise der Ringnerv (*N.R.*) und die Radiärnerven (*R.N.*), die sich bis in die Primärtentakel verfolgen lassen (Schnittfig. 10, 13, 14, 15, 19). Das mittlere Stück des Ectodermbodens senkt sich zuerst schwach nach dem Hydrocöl zu ein (Schnittfig. 9), dann entsteht eine tiefere und tiefere Tasche, deren blindes Ende sich gegen die Mitte des Ringkanals immer mehr eindrängt (Schnittfig. 10, 13, 14, 15). Es ist dies die erste Anlage des ectodermalen Teils des definitiven Oesophagus. Schon oben wurde gesagt, daß das Hohlraumsystem, welches zwischen dem Ectodermboden und der Lamelle *Ep.L.* liegt, bestimmt ist, die Epineuralkanäle zu liefern (*Ep.K.*). Wir hatten gesehen, daß es aus einem Centralraum und fünf Kanälen besteht, die radial durch Öffnungen mit der Amnionhöhle in Verbindung stehen (Textfig. *h*, *i*; Schnittfig. 8, 9 usw.). Die Epineurallamelle (*Ep.L.*) wird feiner und feiner, bis sie ein ganz dünnes Häutchen mit vereinzelten platten Kernen darstellt (Schnittfig. 9 und 10). An der Umbiegungsstelle, an der diese Lamelle in die oberste, der Amnionhöhle zugekehrte ectodermale Membran (*Ed.L.*) übergeht, verwächst sie mit dem Ectodermüberzug des Primärtentakels, und dadurch werden die fünf Verbindungsgänge zur Amnionhöhle definitiv verschlossen. Wenn später der Durchbruch des definitiven Oesophagus erfolgt, wird der Centralraum in einen Ring umgewandelt und das Epineuralsystem ist im wesentlichen vollendet. Beim fertigen Tier geben die Epineuralkanäle und Radiärnerven jedem Ambulacralfüßchen einen feinen Seitenkanal und einen Seitennerv mit. Schnittfig. 11, die den Querschnitt durch einen Radius darstellt, läßt diesen Vorgang verstehen. Wir sehen die Ambulacralfüßchen dicht am Radiärnerv entlang wachsen. Im Verlauf des weiteren Wachstums, wenn die Spitzen der Füßchen sich vom Radiärnerv entfernen, entsendet dieser an ihnen je einen Seitennerven entlang und diesem folgt wiederum eine seitliche Abzweigung des radiären Epineuralkanals. Vergleicht man z. B. die Fig. 734 aus dem Langschen Lehrbuch mit meiner Fig. 11, so ist es nicht schwierig sich die Zwischenstadien vorzustellen.

Skeletbildung. Das zweite Hohlraumsystem, der skelettogene Raum, der interradial mit dem Larveninnern in Verbindung steht, hat sich noch nicht verändert. Nur beginnen an den interradialen Öffnungen Wanderzellen in ihn einzudringen (Schnittfig. 9 und 10). Sie füllen schließlich den Hohlraum völlig aus und beginnen die oralen Kalkplatten abzuscheiden.

Ebenso entstehen die ersten Stacheln. Die der Amnionhöhle zugekehrte epidermale Lamelle buchtet sich nach der Amnionhöhle zu aus. Die dadurch entstehenden Taschen füllen sich mit Wanderzellen und letztere beginnen das Skelet der Stacheln abzuscheiden. Schnittfig. 10 zeigt interradial zwei solcher Stacheln (*St.*). Es liegen in jedem Interradius deren vier. Einer central genau interradial, dann zwei nebeneinander mehr adradial und schließlich wieder einer, am meisten distal, genau interradial. Die vier Stacheln bilden also in jedem Interradius folgende Figur ⁘. Die auf Schnittfig. 10 getroffenen sind die beiden genau interradial gelegenen.

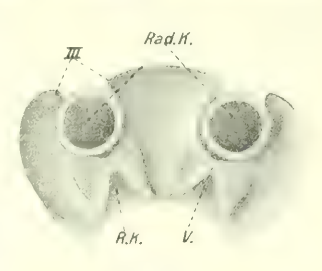
Die Laterne des Aristoteles. Wesentliche Veränderungen weisen die oben beschriebenen Cölomeinstülpungen (*Z. S.*) auf. Wir hatten sie als kleine, schräg centralwärts gerichtete Taschen des Cöloms kennen gelernt (Textfig. *e*, Schnittfig. 5—8). Sie schnüren sich von dem Cölomraum ab und wachsen schräg centralwärts weiter heran, bis ihre Spitzen auf die Umbiegungsstelle des »Ectodermbodens« und der Epineurallamelle stoßen. (Textfig. *i*). Hier teilt sich die Spitze jeder Tasche in zwei Fortsätze. Der eine schiebt sich zwischen Ringkanal und »Ectodermboden«, der zweite zwischen Epineural- und epidermale Lamelle hinein. Diesen Zustand zeigt Schnittfig. 9.



Textfig. *k*.
Hydrocöl und Anlage der Zahnsäcke. Schematisch.

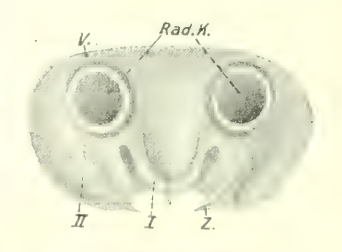
Textfig. *k* gibt dasselbe schematisch wieder. Gezeichnet ist schräg von der Oralseite des Tieres gesehen ein Stück des Ringkanals (*R.K.*) mit zwei Radiärkanälen (*Rad.K.*). Ferner finden wir drei der Cölomsäcke mit den beschriebenen zwei Fortsätzen vor. Der auf dem Hydrocöl liegende Fortsatz (*I*) ist breit, lappenförmig, der andere (*II*) spitzer gestaltet. Die Anlage eines jeden Säckchens erhält dadurch im Querschnitt die Form eines V (Schnittfig. 9, 10). Fortsatz *I* schiebt sich nun weiter dem Centrum der Anlage zu, gleichzeitig aber auch

seitlich mehr und mehr die Radiärkanäle überwölbend, bis sich schließlich über der Mitte eines jeden Radiärkanals die Fortsätze *I* zweier benachbarten Anlagen treffen und miteinander verschmelzen (Textfig. *l* bei *V.*). Wir werden daher von nun an auf einen korrekt radial geführten Schnitt über dem Radiärkanal dies Verbindungsstück zweier Zahnsäcke treffen müssen (Schnittfig. 10 bei *Z.S.*). Gleichzeitig beginnen auch die basalen Enden der Säckchen Fortsätze vorzuschieben und die Radiärkanäle auf der dem Cölom zugewandten Seite zu umwachsen (*III*). Schnittfig. 12 und Textfig. *l* zeigen diesen Vorgang. Schnittfig. 12 zeigt weiter die Verwachsungsstelle der Fortsätze *I* (*V*) über einen Radiärkanal (*Rad.K.*). Es stehen somit jetzt die Hohlräume aller fünf Cölomtaschen in offener Verbindung miteinander. Schnittfig. 12 läßt weiter erkennen, daß in das Innere jedes Cölomsäckchens ein massiver Kolben hineinhängt (*Z.W.*), den wir mit »Zahnwurzel« bezeichnen wollen. Wie Schnittfig. 9 zeigt, entsteht er aus einer Verdickung der Wand an der Teilungsstelle von Fortsatz *I* und *II*.



Textfig. *l*.
Verschmelzung der Zahnsäcke untereinander. Schematisch.

Die lappenförmigen Fortsätze *I* wachsen weiter heran, so daß sich ihre Enden fast über der Mitte des Ringkanals begegnen. Die seitlichen Fortsätze an der Basis der Cölomsäcke (*III*) schieben sich so weit einander entgegen, daß sich zwei benachbarte Fortsätze begegnen und verschmelzen (*V*, Textfig. *m*). Wir müssen daher, wie wir vorher auf Schnittfig. 10 bei *Z.S.* radial die Verschmelzungsstellen der Fortsätze *I* trafen, nun auch radial auf der dem Larveninnern zugekehrten Seite der Radiärkanäle die Verschmelzungsstellen der Fortsätze *III* treffen. Dies ist auf Schnittfig. 13, 14, 15 bei *III* der Fall. Nun beginnen auch die Zähne selbst in Erscheinung zu treten. Aus der kolbenförmigen Zahnwurzel (*Z.W.* Schnittfig. 12) schiebt sich ein Zellkomplex nach der Mitte der Seeigelanlage zu vor, der durch Kalkablagerungen sich bald als Anlage der Zähnchen ausweist. Schnittfig. 10 und Textfig. *m* zeigen bei *Z* diese Bildung. Auf Schnittfig. 13, 14, 15 sehen wir den Zahn immer mehr heranwachsen, bis er seine



Textfig. *m*.
Bildung der Zähne. Schematisch.

definitive Lage erhält, wie ihn Schnittfig. 19 darstellt. Wie erkennen auf Schnittfig. 19 noch am inneren Ende jene kolbenförmige Zahnwurzel (*Z.W.*), deren Entstehung Schnittfig. 9 zeigte.

Die Laterne hat mit Beginn der Zahnbildung ein Entwicklungsstadium erreicht, wie es Textfig. *m* veranschaulicht. Sie stellt ein geschlossenes Hohlraumsystem dar, das das Hydrocöl napfartig umgibt. In der Mitte der ganzen Anlage, dort, wo später der Oesophagus liegt, ist der Napf nicht geschlossen, da die Fortsätze *I* nicht mit ihren blinden Enden verschmelzen. Die Seitenwände des Napfes sind von den fünf Radiärkanälen durchbrochen. Interradial zweigt sich von den flachen Fortsätzen *I* noch der Fortsatz *II* ab, an dem entlang der Zahn hervorwächst. Zwischen Fortsatz *I* und *II* schiebt sich der »Ectodermboden« und die Epineurallamelle (Schnittfig. 9, 10 usw).. Dieser letzte Umstand hat zu Meinungsverschiedenheiten zwischen Mc. Bride und Théel Anlaß gegeben.

Mc. Bride beschreibt die Entstehung der Laterne im wesentlichen wie ich, nur scheint er die Vereinigung der Fortsätze *III* übersehen zu haben. Für die Zähne gibt er an, daß sie von den Zahntaschen aus entstehen ("forming part of the wall of the dental sac").

Théel gibt dagegen an, daß die Zähne von ectodermalem Gewebe gebildet werden, das sich der Zahnanlage anlegt: "My own experiences have led me to the opinion, that it is developed from the ectoderm, a theory which may possibly prove to be wrong. The fact is, that it is very difficult to decide, whether an organ arises from the one or from the other of two close lying embryonal tissues."

Schnittfig. 18 gibt die betreffenden Organe bei stärkerer Vergrößerung wieder. Wir erkennen die Zahnanlage mit den drei Fortsätzen *I*, *II* und *III* (zum Teil). Fortsatz *I* liegt dem Ringkanal (*R.K.*) dicht auf. Zwischen Fortsatz *I* und *II* schiebt sich der Ectodermboden, der den Ringnerv (*N.R.*) bereits abgeschieden hat, und biegt in die Epineurallamelle um. Die Umbiegungsstelle ist das Ende eines langen Säckchens (×), das tief in die Zahnanlage hineinreicht. Dieses Säckchen hat Théel gesehen und glaubt von ihm den Zahn herleiten zu müssen. ". . . each tooth takes its origin at the bottom of five interradial narrow tubular pouches of the ectodermic disc . . ." Schnittfig. 18 zeigt uns dagegen die Zahnanlage völlig von jenen Säckchen getrennt. Oft liegt die Epineurallamelle der Zahnwurzel (*Z.W.*) dicht an und dann ist es allerdings sehr schwer zu unterscheiden, ob der Zahn (*Z.*) vom Fortsatz *II* oder von der Epineurallamelle stammt. Mc. Bride hat die Entstehung des Zahnes richtig verfolgt, jene ecto-

dermale Tasche erwähnt er nicht. Dagegen ist sie auf seinem Horizontalschnitt (zur Oralseite des Seeigels) 53 getroffen und er hält ihr Lumen für das durch Entkalkung entstandene Relikt des Zahnes. In Wirklichkeit ist der Zahn auf seiner Fig. 53 der distal vom Lumen der Tasche gelegene Zellkomplex. In so jugendlichem Alter sind die Zähne noch derart mit organischen Substanzen durchsetzt, daß sie nach der Entkalkung nicht als Hohlraum erscheinen.

Nach meinen Beobachtungen kann also kein Zweifel sein, daß Mc. Bride richtig beobachtet hat: Der Zahn ist seiner Entstehung nach mesodermal. Dieser Befund entspricht auch theoretisch unsern Erwartungen. Denn alle andern Skeletteile werden von Wanderzellen, also mesodermalen Zellen, gebildet. Es war also auch für die Zähne Entstehung von Mesoderm anzunehmen. Mit den Wirbeltierzähnen, deren Schmelz ectodermalen Ursprungs ist, dürfen die Zähne der Seeigel nicht verglichen werden. In einer eingehenden Untersuchung über »den feineren Bau der Seeigelzähne« kommt Giesbrecht (2) zu dem Resultat, daß bei Seeigelzähnen von Schmelz nicht gesprochen werden könne, da »sich die Kalkablagerung weder durch besondere Härte auszeichnet, noch sonst eine specifische Eigenschaft mit dem Schmelz der Säugetiere gemeinsam hat (S. 90).«

Noch in einem andern Punkte stimmen die Angaben Théels nicht mit denen von Mc. Bride und mir überein.

Théel gibt nämlich an, daß nach Abschnürung der »Zahntaschen« (er gebraucht diesen Ausdruck nicht) "five other interradial protrusions of the left posterior cölom run out and enter the cavity of the larval membrane . . ." Dementsprechend sehen wir auf Théels Platte 3 diese sekundären Ausstülpungen des Cöloms und zwar bedeutend länger als die primären. Mc. Bride hat keine entsprechenden Angaben gemacht, und auch ich habe nichts ähnliches entdecken können. Wahrscheinlich ist Théel durch die Gruppen von Wanderzellen getäuscht worden, die zwischen die beiden feinen ectodermalen Membranen (*Ep.L.* und *Ed.L.*) einwandern (siehe oben). Zum Teil sind es aber auch Teile der Zahnsäcke selbst bzw. ihrer Hohlräume, die Théel seinen sekundären Cölomwucherungen zuteilt.

Auf Schnittfig. 17 und 19 hat die Laterne schon ihre definitive Form angenommen, und es lassen sich die einzelnen Teile, die uns Schnittfig. 15 zeigte, auf Schnittfig. 17 wiedererkennen. Inzwischen haben aber zwei wichtige Vorgänge eingesetzt: Die Bildung der Muskeln und Kalkteile der Laterne.

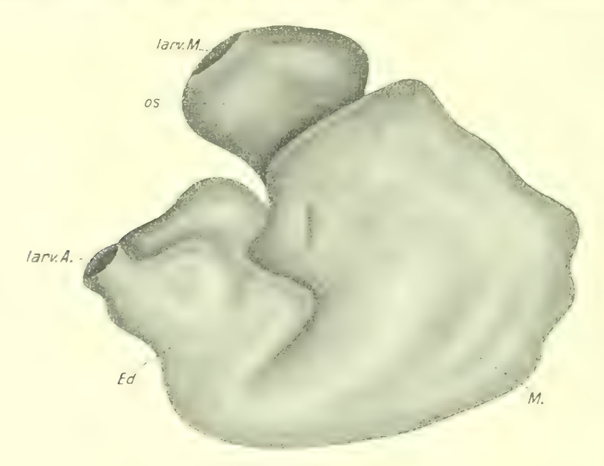
Zuerst wird der Zwischenkiefermuskel angelegt. Schnittfig. 13

zeigt ihn uns am Fortsatz *III* der Laterne als eine feine Falte (*Z.M.*) des Zahnsackes. Schnittfig. 15 zeigt die Faltung weiter fortgeschritten. Schnittfig. 19 schon die definitive Ausbildung.

Schnittfig. 17 zeigt die Entstehung eines »Schließmuskels«. (*Schl. M.*). Auf Schnittfig. 19 ist er völlig ausgebildet. Auf letzterem Schnitt finden wir ferner die je zwei Gabelstücke verbindenden Muskeln getroffen (*Gab.M.*).

Die Kalkteile der Laterne werden durch Abscheidung von den Wänden des beschriebenen Hohlraumsystems geliefert. Schnittfig. 17, die aus einer Serie unentkalkter Schnitte stammt, zeigt uns außer den Zähnen (*Z.*) die Kiefer (*K.*) und Querschnitte durch die Arci der Einzelpyramiden (*Arc.*). Schnittfig. 19 Zähne. Kiefer. Arci und ein Gabelstück (*Gab.*).

Der Verdauungstraktus. Die Lagerung des Verdauungstraktus beim Pluteus kurz vor der Metamorphose zeigt uns der Medianschnitt 20. Auf den weiten Mund (*larv.M.*) folgt ein langer enger Oesophagus (*Oes.*). der in den geräumigen Magen (*M*) mündet. Dieser

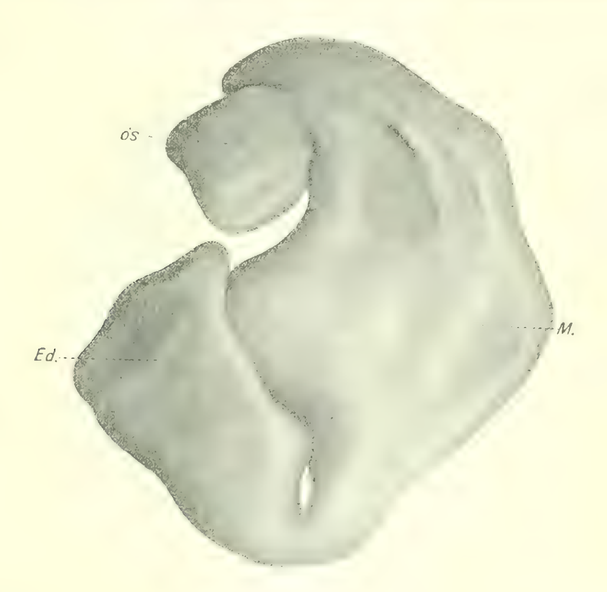


Textfig. *n*.

Larvaler Magen-Darm-Kanal kurz vor der Metamorphose. Vergr. 360. Rekonstruktion.

öffnet sich nahe dem larvalen Hinterende in den Enddarm (*Ed.*). Der After (*A.*) liegt etwa in mittlerer Larvenhöhe. Während der Metamorphose findet nun eine völlige Umgestaltung statt. die durch die Textfig. *n*—*r* erläutert werden soll. Diese Figuren sind durch Rekonstruktion aus Schnittserien gewonnen. Leider ist bei Anfertigung der Schnittserien die Anbringung von Marken unterblieben, so daß

die Rekonstruktionen bezüglich der feinsten Einzelheiten nicht Anspruch auf völlige Genauigkeit erheben können. Zur Darstellung der allgemeinen Veränderungen sind sie aber sicherlich ausreichend. Textfig. *n* stammt von einem kurz vor der Metamorphose stehenden Objekt (auch Schnittfig. 13 ist derselben Schnittserie entnommen), dessen Darmkanal noch völlig erhalten war, wenn sich auch schon Faltungen und Verkrümmungen geltend machen, die man bei einem noch ganz intakten Larvendarm nicht vorfindet. Immerhin lassen sich alle Teile der Schnittfig. 20 auch an der Textfig. *n* erkennen.



Textfig. *o*.
Rückbildung von Mund und After. Vergr. 344. Rekonstruktion.

Wir sehen von der rechten Larvenseite auf den Verdauungskanal. Diese rechte Seite der Darmwand ist convex, während die linke Seite infolge des Heranwachsens der Seeigelanlage concave Form angenommen hat (vgl. Schnittfig. 13).

Außer dem breiten larvalen Magen (*M*) finden wir den Enddarm (*Ed.*), der sich stark einzufalten beginnt, noch durch den After in Verbindung mit der Außenwelt (*larv.A.* Textfig. *n*). Ebenso ist der larvale Oesophagus (*Oes.*) und Mund (*larv.M.*), wenn auch schon etwas zusammengezogen, noch vorhanden.

Textfig. *o* zeigt ein etwas älteres Objekt (dem auch Schnittfig. 14 angehört), das die Metamorphose gerade hinter sich hat. Der Magen

(*M.*) hat sich etwas gestreckt, der Oesophagus (*Oes.*) ist stark geschrumpft, der Mund verschwunden. Der Enddarm (*Ed.*) zeigt noch annähernd seine frühere Form, aber der After ist ebenfalls rückgebildet.

Textfig. *p* zeigt weitere Veränderungen. Der larvale Oesophagus ist völlig resorbiert. Der larvale Magen hat im wesentlichen seine Form beibehalten. Ungefähr in der Mitte seiner dem Enddarm zugekehrten Kante macht sich ein kleiner Auswuchs bemerkbar, der also ungefähr über der Mitte der Seeigelanlage liegt. Sein blindes Ende neigt sich dem unter ihm liegenden Ringkanal zu. Schnittfig. 16



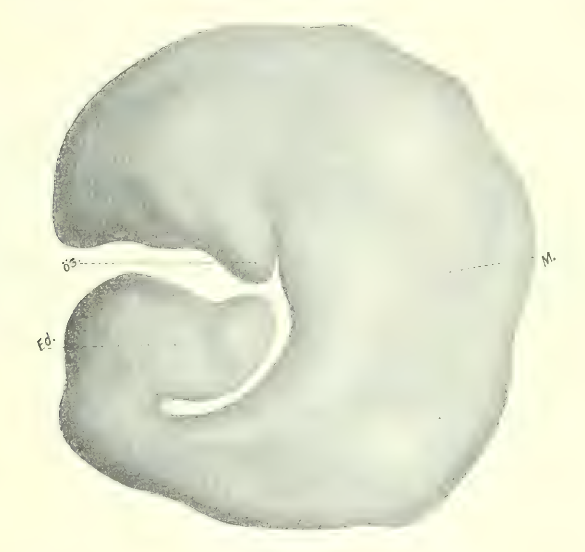
Textfig. *p*.
Rückbildung des larvalen Oesophagus. Anlage des imaginalen Oesophagus. Vergr. 344.
Echinus microtub. **Rekonstruktion.**

zeigt diesen Vorgang. Deutlich erkennen wir den vom Magen scharf abgebogenen Fortsatz (*Oes.*). Der Enddarm (Textfig. *p*) hat sich nicht sehr bedeutend verändert.

Auf Textfig. *q* sehen wir den Magen (*M.*) sehr beträchtlich in die Länge gestreckt. Besonders ist das Ende, an dem der Enddarm ansetzt, zu einem langen Hals ausgewachsen, so daß die Verbindungsstelle von Magen und Enddarm fast um einen Viertelkreis verschoben ist. Auch der Enddarm selbst hat sich gestreckt und beginnt eine etwas gebogene Form anzunehmen. Der kleine Fortsatz (*Oes.*) des Magens, den Textfig. *p* zeigte, ist etwas gewachsen, seine Beugung zum Ringkanal ist deutlicher geworden.

Textfig. *r* stammt von einem Seeigel (wahrscheinlich *Sphaerechinus granularis*. Das Objekt wurde im Plankton gefunden), der 14 Tage nach Vollendung der Metamorphose fixiert wurde. Außer dem Magendarmkanal ist der Ringkanal und Steinkanal gezeichnet.

Der Magen zeigt noch fast genau dieselbe Lagerung und Form wie auf Textfig. *q*. Nur hat sich von ihm eine enge Röhre abgeschnürt, in der wir den sogenannten Nebendarm der Seeigel erkennen. Dieser entspringt beim fertigen Seeigel bekanntlich aus dem Hauptdarm kurz nach dem Austritt des Oesophagus aus der Laterne, folgt dem



Textfig. *q*.
Wie Textfig. *p*. Älteres Stadium. Vergr. 341. Rekonstruktion.

Darm während des ganzen ersten Umlaufs, um vor der Umbiegungsstelle in den zweiten Umlauf sich wieder mit ihm zu vereinigen. Bei unserm Objekt ist also die Abschnürung noch nicht vollendet, da der Nebendarm noch nicht für die ganze Länge des ersten Darmumlaufs von ihm geschieden ist. Schnittfig. 17 zeigt uns Magen (*M.*) und Nebendarm (*Nbd.*) von demselben Mesenterium umhüllt und befestigt. Daß die Abschnürung des Nebendarms in der geschilderten Weise vor sich geht, ließ sich bereits nach einer Angabe von Ludwig erwarten, nach der bei *Dorocidaris papillata* kein gesonderter Nebendarm vorhanden ist, sondern nur »eine gegen das Darmlumen offene, also vom Darm noch nicht oder nicht mehr abgeschlossene, von zwei Falten begrenzte Längsfurche des Darmes« (5, S. 1071).

Zugleich erklärt die Abschnürung des Nebendarms, wie aus dem breiten Magen des Pluteus der viel schmälere Schlauch des imaginalen Darmes entsteht.

Der Enddarm (Textfig. *r*, *Ed.*) läßt sich unschwer mit dem durch Textfig. *q* dargestellten Stadium vergleichen. Er ist etwas länger geworden und sein noch blindes Ende hebt sich der aboralen Wand des Seeigels entgegen, um dort später den After zu bilden.

Es läßt sich also jetzt klar erkennen, daß der ganze erste Umlauf des fertigen Seeigeldarmes vom larvalen Magen, der zweite Umlauf



Textfig. *r*.

Bildung des Nebendarms. Durchbruch des Oesophagus durch den Hydrocölring. Vergr. 430 Spec.? Rekonstruktion.

vom larvalen Enddarm geliefert wird. Wenn das auf Textfig. *r* noch blinde Ende des Enddarmes durch die Afterbildung in seiner Lage fixiert ist, muß durch weitere Streckung des Enddarms allmählich der zweite über dem ersten liegende Umlauf des imaginalen Darms gebildet werden, den uns Textfig. *r* erst zum Teil vollendet zeigt.

Ferner ist auf Textfig. *r* der Ringkanal (*R.K.*) mit dem Steinkanal (*St.K.*) eingezeichnet und wir sehen, wie sich der blinde Fortsatz des Magens (*Oes.*) in den Ringkanal einsenkt, um mit dem ihm von der andern Seite entgegenwachsenden ectodermalen Teil des de-

finitiven Oesophagus zu verschmelzen. Schnittfig. 17 zeigt die beiden Teile des Oesophagus (*Oes.*) im Begriff zu verwachsen. Schon sind die Zellwände beider Teile vereinigt, nur eine Zellschicht des ectodermalen Teils sperrt noch die freie Kommunikation.

Die geschilderte Entwicklung zeigt, daß Mc. Bride irrt, wenn er sagt, daß "the recurrent coil (des Magens) does not make its appearance till after the anus is formed". Bury (1) bemerkt folgendes: "I am almost certain that in the youngest specimen of which I have sections (diameter 1 mm) this last loop (from interradius *D* to interradius *E* and back again) does not exist, and it seems to me not improbable that most of this coiling of the intestine is secondary." Der zweite Teil des Satzes trifft das Richtige. Da der zweite Umgang (recurrent coil) vom larvalen Enddarm gebildet wird, so ist er von Beginn der Metamorphose an vorhanden und wird somit später nur sehr bedeutend in die Länge gestreckt.

Über die Entstehung des entodermalen Teils des Oesophagus teilt Mc. Bride folgendes mit: "a solid outgrowth of cells has made its appearance in the centre of the ventral (larval left) wall of the stomach. This is the rudiment of the entodermal portion of the adult oesophagus, and it meets the adult stomodaeum at a later stage". Vergleicht man dazu seine Fig. 51, Pl. XV (*ad oes.*), so kann kein Zweifel sein, daß hier ein Irrtum vorliegt. Wie wir sahen (Schnittfig. 16), ist die Anlage des entodermalen Teils des Oesophagus niemals "a solid outgrowth", sondern von Anfang an eine bauchige Vorwölbung des Magens.

Die Entstehung des ectodermalen Teils des Oesophagus lernten wir zuerst auf Schnittfig. 10 als eine flache Einsenkung des Ectodermbodens in die Mitte des Ringkanals kennen. Schnittfig. 13 und 14 zeigte diese Einsenkung tiefer und schärfer geworden. An ihren Rändern geht die sie bildende Lamelle aber noch immer kontinuierlich in den Ectodermboden über. Um das in Schnittfig. 15 dargestellte Entwicklungsstadium des Oesophagus zu erreichen, müssen im wesentlichen zwei Veränderungen vor sich gehen. Die in Schnittfig. 14 mit * bezeichneten Ränder der Einsenkung nähern sich einander durch Bildung von fünf interradialen Falten, so daß das Lumen auf Querschnitten durch diese Stelle einen fünfstrahligen Stern bildet, wie auch später das Lumen des imaginalen Oesophagus. Auf Schnittfig. 14 stieß die Einsenkung seitlich an die Fortsätze *l* der Laterne. Schnittfig. 15 zeigt uns, daß diese Fortsätze sehr viel breiter geworden sind und sich nach dem Oesophagus zu in zwei Spitzen gegabelt haben

(*Ia* und *Ib*). *Ia* schiebt sich zwischen Ringkanal und Oesophagus, *Ib* in die eben beschriebene Verengerungsstelle der Einsenkung.

Die zweite Veränderung, die der Oesophagus durchgemacht hat, ist eine sehr starke Verdickung der Epineurallamelle (die Schnittfig. 15 sehr deutlich zeigt) soweit sie innerhalb des Ringnerven liegt. Auf Schnittfig. 15 erkennen wir links noch ihren Übergang in die feine, den radiären Epineuralkanal überdachende Lamelle. Nun kommt es zum Durchbruch des definitiven Mundes. Die dicke, eben besprochene Lamelle geht zugrunde; Schnittfig. 17 zeigt an der Innenseite der Zähne noch Reste von ihr, die Epidermis reißt in der Mitte der Oralseite auf, so daß die Zähne zutage treten (Schnittfig. 19), und damit ist eine Verbindung der Außenwelt mit dem ectodermalen Teil des Oesophagus geschaffen. Wie die Verbindung dieses Teils mit dem entodermalen Stück des Oesophagus zustande kommt, sahen wir oben (Schnittfig. 17). Damit ist der imaginale Verdauungstraktus im wesentlichen fertig. Wir haben gesehen, daß das dicke Stück der Epineurallamelle, das beim Durchbruch des Mundes zugrunde geht und dessen Reste Schnittfig. 17 zeigt, in früheren Stadien in die feine Lamelle übergeht, die das Dach des Epineuralkanals bildet. Schnittfig. 15 zeigt radial diesen Übergang sehr deutlich. Wenn nun der Durchbruch des Mundes erfolgen soll, löst sich die dicke von der dünnen Lamelle an der Übergangsstelle ab, das freie Ende der dünnen Lamelle verwächst mit dem Ectodermboden und damit sind die Epineuralkanäle definitiv gebildet und völlig abgeschlossen.

Ferner erinnere ich an jene kleine Tasche, die von dem Ectodermboden an seiner interradialen Umbiegungsstelle in die Epineurallamelle gebildet wird (Schnittfig. 18 ×) und die zu der Kontroverse zwischen Théel und Mc. Bride über die Bildung der Zähne Anlaß gab.

Auf späteren Stadien ist von dieser Tasche nichts mehr zu finden, was vielleicht mit einer sehr starken Verdünnung der sie bildenden Wände zu erklären ist. Ihrer Lage nach möchte ich vermuten, daß sich zwischen ihr und dem Fortsatz *I* der Laterne (vgl. Schnittfig. 18) feine Nervenfasern vom Ringnerv (*N.R.*) abzweigen für die die "Tasche" (×) eine Art Epineuralkanal bildet. Wir könnten es mit der Anlage von Nervenfasern zu tun haben, die später die Teile der Laterne innervieren.

Inzwischen ist in der histologischen Beschaffenheit des Darmes eine völlige Umwälzung eingetreten.

Mc. Bride beschreibt diese sogenannte Histolyse folgendermaßen: ". . . the cells composing the wall (of the stomach) multiply with

great rapidity, and round themselves off; large numbers migrate into the surrounding jelly, whilst from the residue the epithelium is reconstituted."

Ich gehe nun zu meinen eignen Beobachtungen über, nach denen sich die Histolyse wesentlich anders abspielt.

Während der Larvenzeit bestand das Epithel des Magens aus kurzen, ziemlich dicken Cylinderzellen (Schnittfig. 10). Der Magen ist prall ausgespannt und faltenlos. Mit Beginn der Metamorphose verändert sich das Bild (Schnittfig. 13). Das Epithel wird höher, die einzelnen Zellen schlanker. Es werden Falten gebildet, die tief in das Lumen des Magens hineinragen. Die beiden Magenwände nähern sich einander, so daß der geräumige Innenraum des larvalen Magens zu einem feinen Spalt wird. Es sei hier daran erinnert, daß gleichzeitig die Periode einsetzt, in der das Tier keinen After und Mund besitzt, der Magen also nicht durch Verdauung von außen aufgenommener Nahrung in Anspruch genommen wird. Schnittfig. 14 zeigt uns die Faltenbildung in stärkerer Ausbildung. Ferner tritt die größere Länge der Epithelzellen deutlicher hervor. Beide Erscheinungen lassen sich durch dieselbe Ursache erklären: Der Darm hat infolge seines relativ schnellen Wachstums und der bedeutenden Abplattung des Tieres, die während der Metamorphose stattfindet, nicht mehr ausreichend Platz im Körper des Tieres, er wird zusammengeschoben. Dadurch erklärt sich die Formveränderung der Zellen. Offenbar aber reicht die so bewirkte Verkürzung des Darmes nicht aus und er muß sich noch in Falten legen, um Platz zu gewinnen.

Schnittfig. 14 zeigt uns noch eine weitere Veränderung. Wir sehen den Magen auf zwei Seiten von einer großen Masse stark färbbarer kleiner Kerne umgeben, die zwischen splanchnischem Cölomblatt und Magen liegen. Schnittfig. 21 *a* gibt denselben Zustand bei stärkerer Vergrößerung wieder. Wir sehen die Cylinderzellen des Magens mit ihren großen, wenig kompakten Kernen. Außerhalb des Darmes die kleinen dunklen Kerne. Das sie umgebende Protoplasma muß äußerst geringfügig sein, da es sich nicht erkennen läßt. Ein weiteres Stadium zeigt Schnittfig. 21 *b*. Noch finden wir die typischen Cylinderzellen mit ihren großen Kernen. Außerhalb des Magens liegen die kleinen stark färbbaren Zellen, die wir als Wanderzellen (*Wz.*) bezeichnen wollen. Wir sehen nun, daß einzelne dieser Zellen die Wandung der Magenzellen durchbrechen und in dieselben einwandern. Schnittfig. 21 *c* zeigt uns diesen Prozeß weiter fortgeschritten. Außerhalb des Magens sind nur noch wenig Wanderzellen zu sehen. Im

Innern finden wir die großen entodermalen Kerne in offenbarer Degeneration. Sie sind blasser geworden und die Konturen verwischen sich. In dem Plasma sind große Vacuolen gebildet. Die Wanderzellen beginnen dagegen noch kompakter zu werden, als sie früher schon waren. Schnittfig. 21 *d* zeigt die großen Entodermzellen noch blasser und undeutlicher geworden, auf Schnittfig. 21 *e* sind sie verschwunden. Höchstens finden sich an ihrer Stelle noch vacuolige Räume mit Zerfallsprodukten. Die dunklen Wanderzellen finden wir nun häufig zu zwei oder drei dicht aneinandergedrängt.

Auch Schnittfig. 21 *f* zeigt keine der großen Entodermkerne mehr, dagegen finden wir wiederum eine große Anzahl im Zerfall befindlicher Kerne oder Vacuolen mit Kernresten, die durch Größe und Aussehen durchaus den Eindruck erwecken, als wenn wir es mit einem Teil der eingewanderten Kerne zu tun haben. Allem Anschein nach werden also auch diese nicht alle erhalten, sondern zum Teil aufgelöst.

Schnittfig. 21 *g* zeigt ein Stück des Darmes nach beeendeter Metamorphose. Es haben sich wieder große Cylinderzellen gebildet mit großen sehr weitmaschigen Kernen.

Es bleibt die Frage offen, ob die entodermalen Zellen völlig zerstört werden und sich die Wanderzellen an ihre Stelle setzen, oder ob nur die Kerne der Entodermzellen zugrunde gehen.

Mc. Bride erklärt jenes Stadium, das uns Schnittfig. 21 *b* zeigte, durch Teilung der Entodermzellen, von denen ein Teil auswandern soll. Ihm fehlte offenbar das Stadium der Schnittfig. 14 und 21 *a*, das die Magenzellen noch völlig intakt, außerhalb desselben dagegen schon Massen der Wanderzellen zeigte.

Es erhebt sich nun die Frage, woher die Wanderzellen stammen. Ihre Lage zwischen innerem Cölomblatt und Magen legt, da sie vom Magen offenbar nicht stammen, nahe, ihren Ursprung vom Cölom herzuleiten. Und in der Tat sprechen Bilder wie Schnittfig. 21 *h* für diese Auffassung. Wir sehen die Cölomlamelle mit einem ihrer typischen langgestreckten Kerne (1). Daneben finden wir einen Kern (2), der anscheinend das Bestreben hat, sich von der Cölomwand abzuheben. Kern 3 ist schon losgelöst aber noch nicht vollkommen abgerundet. Schließlich finden wir eine Anzahl ganz freier Kerne vor.

Ähnliche Bilder sind öfters zu sehen. Trotzdem möchte ich nicht mit absoluter Bestimmtheit behaupten, daß der Ursprung der Wanderzellen vom Cölomblatt damit sicher gestellt sei. Die Kerne liegen meist dicht gedrängt und es ist oft schwer zu entscheiden, ob sich ein Kern vom Cölomblatt abhebt oder gegen dasselbe gedrückt wird.

Die zweite Möglichkeit ist, daß die Wanderzellen von den während der ganzen Larvenzeit vorhandenen Wanderzellen abstammen, die wir z. B. auf Schnittfig. 8, 9, 10 (*Wz.*) fanden und die dort zu Skeletbildern werden. Leider fehlte unter meinem Material ein Stadium zwischen Schnittfig. 13 und 14. Auf einem solchen Stadium würden sich voraussichtlich die ersten Ansammlungen der Wanderzellen zeigen, und erst dann ließe sich sicher entscheiden, woher sie ihren Ursprung nehmen. Bis auf weiteres ist jedenfalls die Wahrscheinlichkeit groß, daß sie mesodermalen Ursprungs sind.

Ich möchte an dieser Stelle auf die Ergebnisse hinweisen, die Nusbaum und Oxner (14 und 15) bei der Regeneration und Hungerzuständen an Nemertinen erhielten.

Es fand sich, daß auch dort Wanderzellen, die sich allerdings sehr wesentlich von denen bei Seeigeln unterscheiden, eine zerstörende und aufbauende Tätigkeit ausüben. Am meisten entspricht meinen Befunden Nusbaum und Oxners Beobachtung, daß gelegentlich sogar direkt von den Wanderzellen der fortgeschnittene Darm neugebildet wird. In den meisten Fällen soll er vom Rhynchocöl aus ersetzt werden, das ja auch mesodermalen Ursprungs ist.

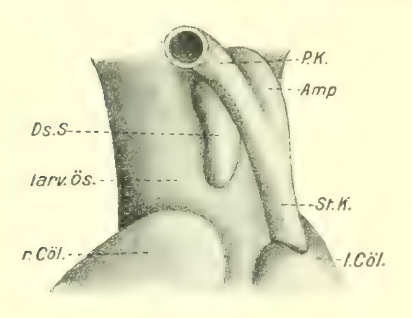
Bei Arthropoden scheint die Histolyse des Verdauungskanals nicht mit ähnlichen Vorgängen wie bei den Seeigeln verbunden zu zu sein. Dort sind es embryonal bleibende Zellkomplexe, die die eingeschmolzenen Darmteile ersetzen. Bei allen drei von mir untersuchten Seeigelspecies verläuft die Histolyse gleichartig. Nur ist zu erwähnen, daß bei *Arbacia* schon vor ihrem Beginn große Vacuolen in den Darmzellen auftreten und erst nach ihrer Beendigung verschwinden.

Gleichzeitig mit der Histolyse des Darmes geht die Auflösung der großen Gewebemassen vor sich, die bei der Metamorphose zerstört werden sollen. Es sind dies die Larvenfortsätze und das ganze larvale Mundfeld. Schnittfig. 14 zeigt auf der Aboralseite Massen dieser der Auflösung verfallenen Zellen. Auf Schnittfig. 15 sind sie verschwunden.

Gleichzeitig geht die Auflösung des larvalen Kalkskelets vor sich (vgl. Théel 17), die durch Amöbocyten bewirkt wird, und die Bildung des imaginalen Skelets macht rapide Fortschritte. Auch Bury (1) hat die Histolyse beobachtet, hält sie aber irrtümlich für eine pathologische Erscheinung: „This young Echinid is usually rendered extremely opaque by a species of histolysis, which begins in the Pluteus with the proliferation of cells into the cavity of the stomach, and afterwards extends to other tissues, rendering the examination of the internal organs extremely difficult. . . . but the fact that one or two

of my Echinid Plutei hardly showed it at all . . . indicates that . . . it is probably pathological. In all larval kept under satisfactory conditions it soon clears off, and the tissues return to their normal condition.“

Das Cölom. Ich habe oben die Bildung des rechten und linken Cöloms und die Teilung beider in ein vorderes und hinteres Stück kurz referiert (vgl. Textfig. *a—d*). Die beiden hinteren Teilstücke werden zum bleibenden rechten und linken Cölom. Textfig. *d* zeigt sie als zwei tellerförmige Blasen, die den Magen und Enddarm von rechts und links umwachsen, bis sie sich in der Medianebene der Larve treffen. Es entsteht dadurch ein doppelwandiges Mesenterium. Da bei der Metamorphose die linke Larvenseite zur Oralseite des Seeigels wird, ein kriechender Seeigel bezüglich der Lagerung seiner inneren Organe also einer auf die linke Seite gelegten Larve entspricht, so liegt folglich kurz nach der Metamorphose das bei einer aufrecht schwimmenden Larve den Magen in der Medianebene umziehende Mesenterium beim Seeigel in einer horizontalen Ebene, deren Peripherie etwa dem Äquator des Seeigels entspricht. Später wird die Peripherie dieser Ebene entsprechend dem relativ sehr langsamen Wachstum der aboralen Körperhälfte immer mehr nach dem aboralen Pol zu verschoben (vgl. 1. Taf. VII, Fig. 35 und ferner 18).



Textfig. *s*.
Dorsalsack, Stein- und Porenkanal einer jungen Larve. Vergr. 620. Rekonstruktion.

Das Mesenterium bleibt nicht unverändert erhalten, sondern wandelt sich aus einem geschlossenen, doppelwandigen Blatt in eine viel durchbrochene faserige Lamelle um, deren ursprüngliche Lagerung noch durch das spätere Wachstum des Magens und Darmes sehr verändert wird.

Wir wenden uns nun den vorderen Teilen des ursprünglich rechten und linken Cöloms zu.

Es ist oben erwähnt worden, daß das linke vordere Cölom Ampulle und Hydrocöl liefert, das rechte vordere Cölom ein kleines im Anfang kompaktes, später bläschenförmiges Gebilde abschnürt, das Mc. Bride als Äquivalent des eigentlichen (linken) Hydrocöls ansieht.

Textfig. *s* zeigt die Lagerung der Cölomteile an einem ziemlich

jungen Objekt. Wir sehen von der Dorsalseite auf den larvalen Oesophagus (*larv.Oes.*) nachdem die darüber liegende Epidermis entfernt ist. Unten sind noch die vorderen Enden des rechten und linken hinteren Cöloms (des eigentlichen Cöloms) (*r.* u. *l. Cöl.*) gezeichnet. Zwischen Oesophagus und linkem Cölom tritt der Steinkanal (*St.K*) hervor und erweitert sich in die Ampulle (*Amp.*). Er setzt sich dann als Porenkanal fort (*P.K.*), um durch die Porenöffnung nach außen zu münden. Das rechte und linke vordere Cölom wird durch den Oesophagus verdeckt.

Dicht neben der Ampulle sehen wir ein nierenförmiges Gebilde liegen. Dies ist das von Mc. Bride als rechtes Hydrocöl, von mir als Dorsalsack (s. o.) bezeichnete Abschnürungsprodukt des rechten vorderen Tochtercöloms. Ursprünglich liegt es mehr auf der rechten Seite des Oesophagus, gelangt dann aber durch Wachstumsverschiebungen über die Medianlinie der Larve hinaus nach links.

Schnittfig. 22 zeigt dieselben Verhältnisse. Wir sehen den larvalen Oesophagus (*larv.Oes.*) quergeschnitten, rechts und links von ihm das rechte und linke vordere Cölom (*r.* u. *l. v.Cöl.*); ferner zwischen ihm und der Epidermis einerseits den Steinkanal (*St.K.*) mit einem Anschnitt der Ampulle, anderseits den Dorsalsack.

Während auf Schnittfig. 22 der Porenkanal nicht getroffen war, ist dies auf Schnittfig. 23 der Fall. Dagegen ist auf Fig. 23 der Steinkanal nicht erkennbar, sondern das unter ihm liegende linke hintere Cölom (*l.Cöl.*), an dem sich eine neue Anlage zeigt. Wir finden nämlich bei Larven mittleren Alters an der Stelle, an der das linke Cölom mit seinem inneren Blatt dem Steinkanal anliegt, einen Zellwulst. Die Kerne sind auffallend groß und zeigen ein lockeres Chromatinnetz. Schon Bury (1) beobachtete diesen Zellstrang, konnte ihn aber noch nicht richtig deuten. Mc. Bride hat ihn richtig bestimmt, es handelt sich um die Anlage des Geschlechtsstolon.

Weiter zeigt Schnittfig. 23 den Oesophagus, rechtes und linkes Cölom, Ampulle, Dorsalsack und die Porenöffnung getroffen. Die Wände des linken Cöloms und der Ampulle berühren sich beinahe. Die Ampulle dehnt sich im Verlauf ihrer Entwicklung nach hinten aus, um schließlich bis an das linke Cölom zu reichen und mit dessen vorderer Wand ein Mesenterium zu bilden.

Am Dorsalsack beginnt gleichzeitig ein Vorgang, der später immer stärker in Erscheinung tritt. Von seiner dem Oesophagus zugelegenen Wand beginnen in sein Inneres zottenförmige Fortsätze hineinzuwachsen. Auf Schnittfig. 24 erkennen wir sie als tiefe Falten wieder,

die den Dorsalsack fast ganz ausfüllen. Jedoch ist das nur im vorderen Teil der Blase der Fall, im hinteren Teil bleibt der Innenraum deutlicher erhalten. Es entsteht so das fibrilläre Gewebe, das wir in dem viel umstrittenen Dorsalorgan kennen. Die Innenräume des Dorsalorgans stammen also von Resten des Hohlraums des Dorsalsacks. Ferner liefert der Dorsalsack noch den beim erwachsenen Tier neben der Ampulle liegenden Raum, in den der Fortsatz des Dorsalorgans hineinreicht (vgl. Leipoldt 5).

Schnittfig. 24 zeigt ferner außer dem linken und rechten Cölom, dem noch unveränderten Genitalstolon, die Einmündung des Steinkanals in die Ampulle. Letztere nimmt eine halbmondförmige Form an, so daß sie den Dorsalsack halb bedeckt.

Schnittfig. 25 stammt von einem Objekt nach beendeter Metamorphose. Wir sehen den Steinkanal im Querschnitt, dicht neben ihm die großen Kerne des Geschlechtsstolon, ferner das noch fibrilläre Dorsalorgan (*Ds.O.*) mit dem vom Dorsalsack stammenden Hohlraum. Schließlich ist die Ampulle getroffen und ein Stück des Porenkanals.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung bildet sich der Geschlechtsstolon zu einem den Steinkanal und das Dorsalorgan umfassenden Ring aus, von dem dann wieder die einzelnen Keimdrüsen abgezweigt werden.

Sehr schwierig ist die Untersuchung der eben besprochenen Organe bei *Arbacia*. Diese Larven zeichnen sich durch ein überaus stark entwickeltes Mesenchym aus, so daß die feinwandigen Teile des Cöloms usw. nur schwer auf Serienschnitten durchverfolgt werden können. Immerhin ist es möglich vorderes und hinteres, rechtes und linkes Cölom, Steinkanal, Ampulle, Porenkanal, Geschlechtsstolon und Dorsalsack zu identifizieren. Der letztere scheint flacher und breiter zu sein als bei *Strongylocentrotus* und *Echinus*. Ich bin nicht ganz sicher, ob im einzelnen genau dieselben Formverhältnisse bei *Arbacia* und bei *Strongylocentrotus* herrschen. Was das auffallend stark ausgebildete mesenchymatische Gewebe betrifft, so wäre es möglich, daß wir es nicht mit einer für *Arbacia* schlechthin typischen Eigenschaft zu tun haben, sondern daß entsprechend der mehr oder minder guten Ernährung in dieser Hinsicht individuelle Schwankungen vorkommen. Die *Arbacia*-Pluteizucht, die mir zur Verfügung stand, hatte offenbar unter ganz besonders günstigen Bedingungen gelebt, da bei allen Objekten reichlich Nahrungspartikel im Magen gefunden wurden.

Das Blutgefäßsystem. Über die Entstehung des Blutgefäßsystems finden wir bei Mc. Bride einige Angaben. Er beschreibt ein

"layer of jelly" zwischen der inneren Wand des Cöloms und dem Magen. Im Laufe der Entwicklung verändere diese Flüssigkeit ihre chemische Beschaffenheit wie aus der veränderten Aufnahme von Farbstoffen hervorgehe. Aus dieser von Amöbocyten und Fibrillen durchsetzten Flüssigkeit soll das Blutgefäßsystem hervorgehen.

Wir müssen uns zunächst daran erinnern, daß wir es bei den Seeigeln nicht mit eigentlichen Gefäßen zu tun haben. Über Bau und Funktion des Blutgefäßsystems der Echinodermen ist viel gestritten worden. Nach allem, was bis jetzt bekannt ist, wird man sich Mc. Bride anschließen können: "the blood-vessels of the Echinoidea are lymph channels devoid of proper wall and without any circulation of contents . . ."

Ich habe die von Mc. Bride zwischen Darm und inneren Cölom gefundene Flüssigkeit sowie Fibrillen dort nicht entdecken können. Vielmehr lag bei meinen Objekten außer während der Zeit der Histolyse des Magens das innere Blatt des Cöloms dem Magen stets dicht an (vgl. Schnittfig. 13 und 15). Immerhin halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß verschiedene Konservierung und Färbung hier verschiedene Bilder liefern können, da wir es mit sehr feinen, nicht widerstandsfähigen Fibrillen und sehr schlecht färbbaren Flüssigkeiten zu tun haben. Auf Schnittfig. 17 finden sich an einzelnen Stellen zwischen splanchnischem Cölomblatt und Magen Zellhaufen. Vielleicht haben wir es hier mit Blutgefäßbildungen zu tun.

Die äußeren Veränderungen während der Metamorphose. Wir haben nun die Anlage der einzelnen Organsysteme und ihre Entwicklung bis über die Metamorphose hinaus verfolgt.

Auf die äußeren Umwandlungen während der Metamorphose brauche ich hier nicht näher einzugehen, da sie seit Johannes Müller (13) oft und eingehend beschrieben sind und ich Neues nicht mitzuteilen habe. Ein kurzer Überblick genügt.

Die larvalen Fortsätze schrumpfen zusammen, indem gleichzeitig die Skeletnadeln, welche sie stützen, aufgelöst werden. Wimperschnüre und Wimperepauletten werden aufgelöst. Der larvale Mund und After schließt sich und der Magendarmkanal ist während längerer Zeit ohne Verbindung mit der Außenwelt. Die stark herangewachsenen Primärtentakel sprengen das Dach der Amnionhöhle und ragen ins Freie hervor. Die Reste des Amniondaches werden schnell resorbiert. Wir finden sie nach kurzer Zeit nur noch als unbedeutende Falten vor (*Amnf.* Fig. 13). Der junge Seeigel ist gleichzeitig zu Boden gesunken

und kriecht dort mittels der fünf Primärtentakel umher. All dies geht etwa in einer Stunde vor sich (Bury 1).

Über die Entwicklung des imaginalen Skeletsystems, seine Beziehungen zu dem larvalen und über die Art, in der die larvale bilaterale Symmetrie in die des Seeigels übergeht, habe ich an andrer Stelle ausführlich berichtet (18). Hier sei nur soviel erwähnt, daß junge reguläre Seeigel eine unverkennbare Bilateralsymmetrie aufweisen, die durch Drehung der larvalen Symmetrieebene um 90° um die Längsachse des Pluteus entsteht.

IV. Abnorme Larven.

Wir wollen nun zur Betrachtung einiger abnormer Larven übergehen, deren Untersuchung verschiedene Punkte von Interesse bietet.

Unter meinem Material von *Strongylocentrotus lividus* fanden sich zwei Larven, deren jede zwei symmetrische Seeigelanlagen besaß.

Derartige Doppelbildungen sind schon öfters an Echinodermenlarven beschrieben worden, zuletzt bei je einem *Echinus miliaris* und *esculentus* durch Mc. Bride (8) und einem Pluteus von *Mellita pentapora* durch Grave (4). Nur der letztere hat die anatomischen Verhältnisse auf Schnitten genau untersucht.

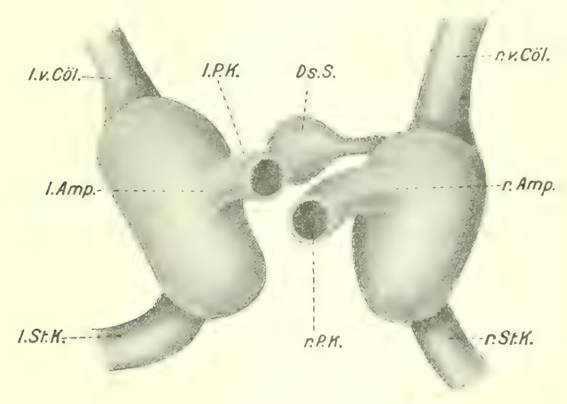
Es war zu erwarten, daß gerade diese Art von Abnormität einige interessante Aufschlüsse gewähren würde. Mc. Bride hatte beobachtet, und zwar bei verschiedenen Echinodermenklassen übereinstimmend, daß auch das rechte vordere Cölom eine dem auf der linken Seite liegenden Hydrocöl äquivalente Bildung hervorbringt, aus dem jener Sack hervorgeht, dessen Beziehungen zum Dorsalorgan wir oben dargelegt haben. Eine Bestätigung der Auffassung, daß jener Sack dem linken Hydrocöl entspräche, schien sich zu bieten, als Mc. Bride fand, daß bei den Larven mit doppeltem Hydrocöl jener Sack fehle. („. . . it is perfectly easy to see this madreporic vesicle lying at the side of the madreporic pore; but in the abnormal larva which we are considering no trace of such a structure was to be seen" [8].)

Die beiden anormalen Plutei, die mir zur Verfügung standen, waren, abgesehen von der Doppelbildung selbst, äußerlich völlig normal. Einen Querschnitt durch den jüngeren Pluteus, auf dem beide Anlagen in etwas verschiedener Höhe getroffen sind, zeigt Schnittfig. 26. Beide Anlagen sind gleich gut entwickelt.

Der zweite Pluteus war bedeutend älter. Die linke Anlage befindet sich etwa in einem der Schnittfig. 10 entsprechenden Entwick-

lungszustande, die rechte ist im Wachstum bedeutend zurückgeblieben und entspricht etwa Schnittfig. 8.

Bei der näheren Untersuchung des jüngeren Pluteus fand sich (vgl. Textfig. *t*), daß zu beiden Hydrocölen je ein wohl entwickelter Steinkanal (*l.* u. *r. St.K.*) gehört, der sich an der normalen Stelle in je eine Ampulle öffnet (*l.* u. *r. Amp.*). Von jeder Ampulle führt dann ein Porenkanal (*l.* u. *r. P.K.*) nach außen. Die beiden Porenkanäle münden dicht nebeneinander rechts und links von der larvalen Medianebene, der linke etwas weiter vorn als der rechte. Soweit stimmen die Tatsachen also durchaus mit dem überein, was nach Mc. Brides Annahmen zu erwarten stand. Aber Textfig. *t* zeigt uns ferner mit



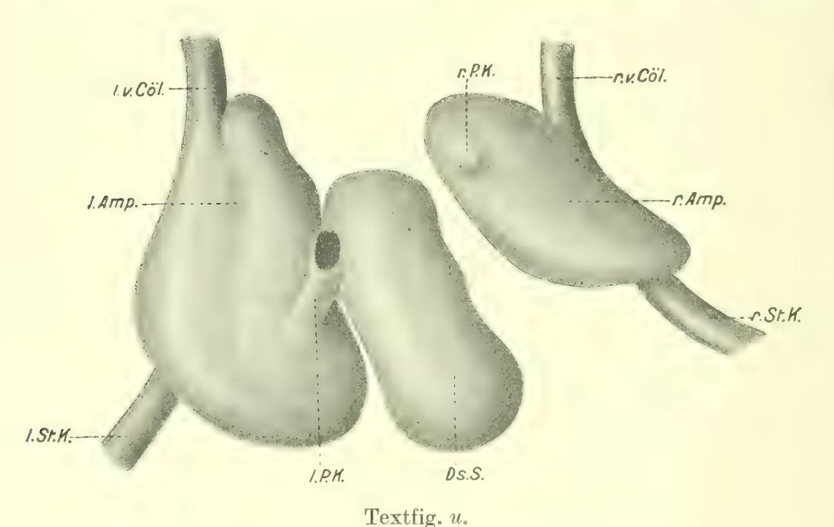
Textfig. *t*.
Doppelbildung der Ampulle usw. Vergr. 1100. Rekonstruktion.

der rechten Ampulle durch einen feinen Kanal verbunden ein rundliches Gebilde, das auf Schnitten durchaus einem normalen Dorsalsack gleicht.

Textfig. *u* zeigt dieselben Organe des älteren anormalen Pluteus bei derselben Vergrößerung. Wir finden wieder einen rechten und linken Steinkanal, eine rechte und linke Ampulle. Aber hier fällt sogleich auf, daß die rechte Ampulle seit dem Stadium der Textfig. *t* relativ bedeutend schwächer gewachsen ist als die linke. Dabei erinnern wir uns, daß bei diesem Objekt auch die rechte Seeigelanlage bedeutend schwächer entwickelt war, als die normale linke. Ferner finden wir von der rechten Ampulle keinen Porenkanal ausgehend, sondern nur ein kleiner Buckel deutet die Stelle an, an der wahrscheinlich in einem jüngeren Stadium ein solcher entsprang. Dieser Buckel steht auf Schnitten mit der Epidermis durch fibrilläres Gewebe in Verbindung.

Weitere Veränderungen zeigt der Dorsalsack. Er ist sehr bedeutend gewachsen und hat seine normale Lage dicht neben der linken Ampulle eingenommen. Den feinen Verbindungskanal mit der rechten Ampulle finden wir nicht mehr vor. Auf Schnitten zeigt sich das fibrilläre Gewebe des Dorsalorgans normal entwickelt.

Ich habe oben die Stelle zitiert, in der Mc. Bride das Fehlen des Dorsalsacks bei Larven mit Doppelbildungen konstatiert. Da jene Larven nicht auf Schnitten untersucht wurden, ist bei der Masse fibrillären Gewebes (Dorsalorgan, skeletbildende Zellen usw.) ein Übersehen des sehr feinwandigen Dorsalsacks nicht von der Hand zu weisen.



Textfig. *u.*
Doppelbildung der Ampulle usw. an einem älteren Objekt als Textfig. *t.* Vergr. 1100, Rekonstruktion.

Aber selbst wenn derselbe bei den von Mc. Bride untersuchten Larven nicht vorhanden war, so genügt die Tatsache seiner Existenz bei meinen beiden anormalen Larven, um zu zeigen, daß er nicht völlig dem linken Hydrocöl entspricht.

Mc. Bride suchte mit dieser Identifizierung von Dorsalsack und eventuell rechtem Hydrocöl seine Auffassung von der ursprünglich spiegelbildlichen Anlage des Wassergefäßsystems zu stützen. Das Vorhandensein eines rudimentären Organs (des Dorsalsacks), an Stelle des fehlenden rechten Hydrocöls bei normalen Larven, war allerdings besonders geeignet, seinen Ansichten Boden zu verleihen.

Wenn wir nun auch feststellen müssen, daß Dorsalsack und rechtes Hydrocöl nicht identisch sind, da sie beide nebeneinander vorkommen

können, so glaube ich doch, daß damit nicht viel für Mc. BRIDEs Theorie verloren ist. Die Teilung der ursprünglich einfachen Cölomanlage in ein rechtes und linkes Stück, die Teilung jedes dieser Stücke in ein vorderes und hinteres, die Fähigkeit des rechten vorderen Cöloms eventuell auch ein Hydrocöl zu liefern, sollten genügen, um uns von der ursprünglich paarigen Anlage des Wassergefäßsystems zu überzeugen.

Schließlich ließe sich noch eine andre Erwägung anstellen. Wir sehen, daß auf Textfig. *t* der Dorsalsack in Verbindung mit der rechten Ampulle steht, die in normalen Fällen allerdings fehlt. Man könnte sich nun vorstellen, daß ursprünglich kein Dorsalsack existierte, sondern nur zwei genau spiegelbildliche Ampullen. Nun begann gleichzeitig mit der Rückbildung des rechten Hydrocöls die Rückbildung der rechten Ampulle bis sie schließlich fast ganz verschwand und nur in Form des Dorsalsacks als ein rudimentäres Organ zurückblieb. Im Laufe der weiteren Entwicklung übernahm dieses Organ entweder neue Funktionen (über die man sich übrigens noch keineswegs klar ist), d. h. es wurde aus dem nutzlosen rudimentären Organ der »normale« Dorsalsack der heutigen Seeigel oder der rudimentäre Dorsalsack verschwand völlig wie z. B. bei *Mellita pentapora* (4). Treten nun abnorme Verhältnisse ein, so bildet sich vom rechten vorderen Cölom wie früher eine rechte Ampulle mit Hydrocöl ohne jedoch in den Fällen, in denen er überhaupt noch vorhanden ist, den im Laufe der Entwicklungsgeschichte stark differenzierten Dorsalsack dazu verwenden zu können.

Ich habe an andrer Stelle (18) schon darauf aufmerksam gemacht, daß das Auftreten zweier gleichwertiger Hydrocöle zwar als Reminiszenz an einen früheren Zustand anzusehen wäre, aber in einer durch den heutigen Entwicklungszustand der Seeigel modifizierten Form. Dasselbe ließe sich von den Doppelbildungen der Ampulle sagen, wobei ich mir allerdings nicht verhehle, daß damit sehr gewagten Spekulationen die Wege gebahnt werden.

Die von GRAVE (4) beschriebene Doppelbildung an *Mellita pentapora* ist geeignet, unsere Schlüsse zu bestätigen. Bei *Mellita* scheint normalerweise kein Dorsalsack gebildet zu werden, er fehlt daher auch bei der Doppelbildung. Wenn trotzdem ein zweites Hydrocöl gebildet werden kann, wie bei meinen Objekten neben dem Dorsalsack, so geht auch daraus hervor, daß Mc. BRIDEs Gleichstellung von Dorsalsack und »rechtem Hydrocöl« nicht aufrecht erhalten werden kann, wenigstens nicht für den heutigen Entwicklungszustand.

Bei *Mellita* finden sich auch bei normalen Larven stets zwei Poren-

kanäle, die gemeinsam nach außen münden. Dasselbe Verhalten zeigt dementsprechend die beschriebene Doppelbildung. Wir dürfen wohl den zum Teil gemeinsamen Verlauf der Porenkanäle als etwas Sekundäres auffassen, dafür sprechen außer theoretischen Erwägungen besonders Graves Zeichnungen, die den einen Porenkanal mit einem Knick in den andern übergehen lassen. In einem früheren phylogenetischen Zustand dürften auch bei *Mellita*, wie bei der jüngeren meiner abnormalen Larven, zwei Porenkanäle vorhanden gewesen sein. Mit der Rückbildung des einen Hydrocöls ging dann eine Rückbildung des entsprechenden Porenkanals Hand in Hand, bis derselbe schließlich nicht mehr nach außen, sondern in den andern Porenkanal einmündete.

Grave erhebt wesentliche Bedenken gegen die Erklärung der Doppelbildungen als Rückschläge auf eine Urform wegen des Umstandes, daß wir es nicht nur mit einer Verdoppelung des Hydrocöls zu tun haben, sondern daß auch andre Organe, z. B. das rechte hintere Cölom, in Mitleidenschaft gezogen werden und, im Falle die Doppelbildungen zur Metamorphose gelangten, ihrer heutigen Natur ganz fremde Dinge liefern müßten.

Mir erscheint Graves Einwurf nicht berechtigt, sobald man sich auf den oben präzisierten Standpunkt stellt (S. 411, Abs. 3), daß die Doppelbildungen zwar phylogenetische Fingerzeige sind, aber daß die dabei entstehenden Organe nicht unbeeinflußt geblieben sind von den Veränderungen, die der Organismus seit jener Zeit, in der normalerweise zwei Hydrocöle bestanden, bis jetzt durchgemacht hat.

Es bedarf ja kaum einer Auseinandersetzung, daß gewiß niemals zwei Hydrocöle existiert haben, die so beschaffen und an der Stelle gelagert waren, wo heute das normale oder doppelgebildete Hydrocöl gelagert ist. Vielmehr spricht alles, insbsondere der Vergleich mit andern Echinodermen, dafür, daß die beiden (normalen) Hydrocöle ursprünglich etwa da, wo sie auch jetzt entstehen, d. h. in der Nähe des larvalen Oesophagus gelagert blieben, daß dieser Oesophagus (wie auch heute noch bei andern Echinodermengruppen) dauernd erhalten wurde. Die einfachste Vorstellung ist dann weiter die, daß die beiden Hydrocöle den Oesophagus hufeisenförmig umwachsen (wie heute noch das linke Hydrocöl bei andern Echinodermen), um schließlich mit ihren blinden Enden zu verwachsen und einen Ringkanal zu bilden.

Entsprechend der nun eintretenden Verkümmerung des rechten Hydrocöls lieferte dann entweder das linke allein den den Oesophagus umfassenden Ring, oder die Hydrocölanlage blieb, wie bei unsern

normalen Seeigeln, auf die linke Seite beschränkt, und ein neuer Oesophagus durchbrach den Ringkanal.

Diesen phylogenetisch herausgebildeten Zustand repräsentieren auch die Doppelbildungen, ein Hinweis auf frühere Zustände ist nur die Tatsache, daß überhaupt zwei Hydrocöle gebildet werden können, nicht ihre Lage und Form. Infolge dieses Versuchs der Natur, wenn ich mich so ausdrücken darf, einen früheren Zustand unter den jetzt geltenden gänzlich veränderten Gesetzen wieder einzuführen, entstehen durchaus unlebensfähige Bildungen, und es kann uns daher nicht wundern, wenn Organe, wie z. B. das rechte hintere Cölom, das inzwischen seine ganz bestimmten Funktionen übernommen hat, bei dem Auftreten der Doppelbildungen zu Funktionen herangezogen wird, die es heute normalerweise nicht mehr erfüllt.

Von großem Interesse schien es mir, festzustellen, ob bei den Doppelbildungen vielleicht auch ein rechter und linker Geschlechtsstolon (vgl. Schnittfig. 23, 24) angelegt wurde. Das jüngere Objekt zeigte seinem Alter entsprechend überhaupt noch keine deutliche Anlage des Geschlechtsstolon, das ältere dagegen links eine wohlausgebildete Anlage, rechts dagegen keine Spur davon. Also auch in dieser Hinsicht verhalten sich unsre Plutei typisch, die Doppelbildung erstreckt sich nicht auf alle Organe.

Unter meinem Material befand sich eine Larve, die völlig normal gebildet war, deren Seeigelanlage aber die Hälfte der Amnionhöhle fehlt. Schnittfig. 27 zeigt dies Objekt. Dem Alter nach entspricht es etwa Schnittfig. 7. Der Unterschied von einer normalen Anlage besteht darin, daß auf der einen Seite der »Ectodermboden« nicht in das Dach der Amnionhöhle übergeht, sondern sich geradewegs in die Larvenepidermis verlängert. Die sonst normale Entwicklung zeigt, daß das Vorhandensein einer Amnionhöhle wohl nur eine Schutzvorrichtung darstellt, die gelegentlich auch fehlen kann ohne die Entwicklung der Anlage zu beeinträchtigen. Da die Amnionhöhle bei vielen Seeigeln dauernd, bei andern während des längsten Teils der Embryonalentwicklung mit der Außenwelt in Verbindung steht, war dies Resultat zu erwarten.

Würzburg, Juni 1913.

Literaturverzeichnis.

1. Bury, The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXXVIII. Nr. 149. 1895.
2. Giesbrecht, Der feinere Bau der Seeigelzähne. Morph. Jahrb. Leipzig 1880.
3. Grave, Some points in the structure and development of Mellita testudinata. John Hopk. Univ. Circ. Nr. 157. Aug. 1902.
4. — Metamerism of the Echinoid Pluteus. John. Hopk. Univ. Circ. Nr. 2. 232. 1911.
5. Lang-Ludwig, Echinodermata. Jena 1894.
6. Leipoldt, Das angebliche Excretionsorgan der Seeigel. . . Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 1893.
7. Mc. Bride, The Development of Echinus esculentus, together with some points in the Development of E. miliaris and E. acutus. Phil. Trans. of the R. Soc. of London. Vol. CXCV. 1903.
8. — Two Abnormal Plutei of Echinus, and the light, which they throw on the Factors in the normal Development of Echinus. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. LVII. Part. 2. 1911.
9. — The Development of Asterina gibbosa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVIII. 1896.
10. — The Development of Ophiothrix fragilis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. LI. 1907.
11. Metschnikoff, Embryologische Mitteilungen über Echinodermen. Zool. Anz. VII. Jahrg. Nr. 159. 1884.
12. — Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mem. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Petersburg. VII. S. T. XIV. 1870.
13. Johannes Müller, Neun Abhandlungen über Echinodermen in den Verhandlungen der Berl. Königl. Akad. d. Wiss. 1847—1855.
14. Nusbaum und Oxner, Studien über die Regeneration der Nemertinen. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ. Bd. XXX. 1910.
15. — Studien über die Wirkung des Hungerns auf den Organismus der Nemertinen. I. Teil. Ebenda. Bd. XXXIV. 1912.
16. Théel, Preliminary Account of the Development of Echinus miliaris L. Bih. till K. Sv. Vid. Akad. Handl. Bd. XXVIII. Afd. IV. Nr. 7.
17. — Notes on the formation and absorption of the skeleton in the Echinod. Oefversigt of kgl. Svenska Vid. Akad. Forh. Stockholm 1894.
18. v. Ubisch, Über die Anlage und Ausbildung des Skeletsystems einiger Echiniden und die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CIV. Hft. 1. 1913.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

Amb.F, Ambulacralfüßchen;
Amn, Amnionhöhle;
Amnf, Amnionfalten;
Amp, Ampulle;
Arc, Arcus;
Cöl, Cölom;
Ds.O, Dorsalorgan;
Ds.S, Dorsalsack;
Ed, Enddarm;
Ed.L, Epidermallamelle;
Ekt, Ectoderm;
Ekt.Bd, Ectodermboden;
Ep, Epidermis;
Ep.F, Epineuralfalten;
Ep.K, Epineuralkanal;
Ep.L, Epineurallamelle;
Ep.R, Epineuralraum;
Gab, Gabelstück;
Gab.W, Gabelmuskel;
h, hinten;
Hyd, Hydrocöl;
Jg.St, Jugendstacheln;
K, Kiefer;
lar.A, larvaler After;
larv.Oes, larvaler Oesophagus;
larv.M, larvaler Mund;
Lt.M, Laternenmembran;
M, Magen;
Musk, Muskel;
Nbd, Nebendarm;
N.R, Nervenring;
Oes, Oesophagus;
Ped, Pedicellarie;
P.K, Porenkanal;
Pol.B, Polische Blase;
Pr.O.F, Präoralfortsatz;
P.T, Primärtentakel;
Rad.K, Radiärkanal;
R.K, Ringkanal;
R.N, Radiärnerv;
Schl.M, Schließmuskel;
Sk.R, skeletogener Raum;
S.N, Saugnapf;
Som.Cöl, somatisches Cölomblatt;
Spl.Cöl, splanchnisches Cölomblatt;
St, Stachel;
St.K, Steinkanal;
St.M, Stachelmuskel;
v, vorn;
V.Lt.F, vorderer Lateralfortsatz;
Wep, Wimperepauletten;
Wp, Wimperschnur;
Wz, Wanderzellen;
Z, Zahn;
ZM, Zwischenmuskel;
Z.S, Zahnsack;
Z.W, Zahnwurzel.

Tafel V—VII.

Sämtliche Schnittfiguren sind unter dem Zeichenapparat angefertigt. Das Ectoderm ist gelb, Mesoderm rot, Entoderm grün, Hydrocöl blau, Kalkteile ebenfalls blau getönt. Das Mesenchym ist farblos gelassen.

Alle Figuren beziehen sich auf *Strongylocentrotus liv.*, sofern in der Figurenerklärung nichts andres bemerkt ist.

Die Angaben, ob der Schnitt quer, sagittal usw. geführt sei, beziehen sich, wenn nicht anders gesagt ist, stets auf die Seeigelanlage, nicht auf die ganze Larve.

Schnittfig. 1. Querschnitt durch eine ganz junge Anlage. Vergr. 600.

Schnittfig. 2. Flächenschnitt durch das Hydrocöl. Hufeisenform. Vergr. 600.

Schnittfig. 3. Optischer Flächenschnitt durch das Hydrocöl. Kurz vor der Ringbildung. Auftreten der Zahnsäcke. Vergr. 600.

Schnittfig. 4. Querschnitt. Bildung der Amnionhöhle. Vergr. 600.

Schnittfig. 5. Sagittalschnitt. Bildung der Epineuralfalten. Vergr. 600.

Schnittfig. 6. Sagittalschnitt. Zeigt eine Epineuralfalte quer getroffen. Vergr. 600.

Schnittfig. 7. Medianschnitt. Zusammenstoßen der Epineuralfalten. Vergrößerung 640.

Schnittfig. 8. Sagittalschnitt. Die Epineuralfalten sind verschmolzen. Vergr. 640.

Schnittfig. 9. Medianschnitt. Abschnürung der Zahnsäcke. Nerven- und Muskelbildung. Vergr. 610.

Schnittfig. 10. Medianschnitt. Aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert. Beginn der Zahnbildung. Stacheln. Auftreten der ersten Ambulacralfüßchen. Vergr. 430.

Schnittfig. 11. Querschnitt durch einen Radiärkanal mit dem ersten Ambulacralfüßchenpaar. Vergr. 600.

Schnittfig. 12. Querschnitt durch einen Radius und zwei Zahnsäcke mit den Zahnwurzeln. Vergr. 600.

Schnittfig. 13. Medianschnitt durch einen jungen Seeigel während der Metamorphose. After noch nicht geschlossen. Aus zwei Schnitten kombiniert. Vergr. 430.

Schnittfig. 14. Medianschnitt durch einen Seeigel während der Metamorphose. Aus zwei Schnitten kombiniert. After geschlossen. Ansammlung von Wanderzellen in der Nähe des Magens. Vergr. 430.

Schnittfig. 15. Medianschnitt durch einen Seeigel. Magen in Histolyse. Bildung des definitiven Oesophagus. Vergr. 430.

Schnittfig. 16. Bildung des entodermalen Teiles des imaginalen Oesophagus. Vergr. 430.

Schnittfig. 17. Medianschnitt durch einen Seeigel kurz vor Bildung des imaginalen Mundes. Unentkalkt. Spec.? Vergr. 350.

Schnittfig. 18. Schnitt durch eine Zahnanlage. Vergr. 870.

Schnittfig. 19. Medianschnitt durch einen Seeigel nach Bildung von Mund und After. *Arbacia pust.* Vergr. 290.

Schnittfig. 20. Medianschnitt durch einen Pluteus. Vergr. 170.

Schnittfig. 21 *a—h*. Die verschiedenen Stadien der Histolyse des Magens. Vergr. 1100.

Schnittfig. 22. Querschnitt durch den larvalen Oesophagus. Dorsalsack, Ampulle und Steinkanal. Vergr. 640.

Schnittfig. 23. Wie Schnitt 22. Dorsalsack, Ampulle, Porenkanal und Geschlechtsstolon. Vergr. 640.

Schnittfig. 24. Wie Schnitt 23. Bildung des Dorsalorgans. Vergr. 640.

Schnittfig. 25. Geschlechtsstolon, Dorsalsack, Steinkanal, Ampulle, Porenkanal kurz nach der Metamorphose. Vergr. 640.

Schnittfig. 26. Querschnitt durch einen Pluteus mit doppelter Seeigelanlage. Vergr. 350.

Schnittfig. 27. Medianschnitt durch eine Anlage mit fehlendem halben Amnion. Vergr. 570.

Das Körperepithel von Anodonta cellensis.

Von

Wilhelm Siebert.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 39 Figuren im Text.

Inhalt.

---

1. Einleitung und Literaturüberblick.

Die vorliegende Arbeit soll sich in eine Reihe andrer Untersuchungen über die Morphologie der Najaden einfügen und eine auf eignen Untersuchungen der *Anodonta cellensis* beruhende Darstellung der Körperdecke mit Ausnahme der Schale geben, die von andrer Seite behandelt wurde (vgl. Rassbach). Somit wurde die äußere Bedeckung des Mantels, des Fußes und der Mundlappen in den Kreis der Untersuchung gezogen, während das Epithel der Kiemen als besonders differenziertes Atemepithel ausgeschlossen und ebenso wie die verschiedenen Sinnesorgane einer besonders darauf gerichteten Untersuchung vorbehalten wurden.

Die Literatur über den zu behandelnden Gegenstand ist keine umfangreiche. Im Zusammenhang ist er überhaupt nicht dargestellt worden, sondern es finden sich Angaben hierüber nur mehr nebenbei in den Arbeiten, die von einzelnen Organen der Muscheln handeln. Speziell mit den Epithelien beschäftigt sich Rawitz in seiner Arbeit über den Mantelrand der Acephalen, in der er Epithel und Bindegewebe des Mantelrandes von Vertretern aller Lamellibranchierklassen, darunter von Najaden *Unio* und *Anodonta anatina*, untersucht, hauptsächlich aber die marinen Formen berücksichtigt. — Von weiteren Arbeiten, die auch das Mantelepithel behandeln, sind zu nennen diejenigen von Moynier de Villepoix (*Anodonta*), F. Müller (*Anodonta*), List (Mytiliden) u. a., die sich mit der Struktur und Bildung der Schale beschäftigen und Angaben über den Bau und die Beteiligung der Mantelepithelien bei der Schalenbildung enthalten. — Was den Fuß der Lamellibranchier anlangt, so existieren in der Hauptsache entweder Arbeiten über eine Wasseraufnahme ins Blut oder über das Byssusorgan der einzelnen Gruppen der Lamellibranchier. Nur wenige von ihnen gehen dabei näher auf die Zusammensetzung des Fußepithels

ein und bringen Angaben über die im Fuß so zahlreich auftretenden Schleimdrüsen. Hierher gehören die Arbeiten von HANITSCH und GEORGÉVITCH, der in seinen »Recherches sur les glandes du pied des Lamellibranches« *Anodonta anatina* und *Cyclas cornea* behandelt. — Gering ist auch die Zahl der Arbeiten, die sich mit den Mundlappen der Muscheln im speziellen befassen. Neben den alten Arbeiten von ERMAN und TROSCHEL liegt nur die von J. THIELE »Die Mundlappen der Lamellibranchiaten« vor, in der er neben andern *Unio pictorum* und *Anodonta cellensis* und *anatina* hinsichtlich ihrer Mundlappen vergleichend-morphologisch und -histologisch untersucht; auch auf ihre physiologische Bedeutung geht THIELE näher ein. — Die komplizierten Verhältnisse der Flimmerbewegung an der Körperoberfläche, besonders der Mundlappen, hat WALLENGREN in seinen beiden Arbeiten »Zur Biologie der Muscheln« einer sehr eingehenden Bearbeitung gewürdigt und hierdurch erst die physiologische Bedeutung der Mundlappen klargelegt. — Bezüglich des Vorkommens der über die ganze Körperoberfläche verstreuten einzelligen Sinneszellen sind hauptsächlich die Arbeit von BOLL »Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus«, ferner die grundlegenden Arbeiten von FLEMMING »Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken« und »Untersuchung über Sinnesepithelien der Mollusken« und schließlich die von SIMROTH »Die Sinneswerkzeuge unsrer einheimischen Wirbeltiere« zu nennen. — Die Literatur, die sich auf das Vorkommen von Kalk und von Wanderzellen im Körper von *Anodonta* bezieht, wird an den betreffenden Stellen eingehend behandelt.

2. Material und Methoden.

Das Material, das zu vorliegender Arbeit Verwendung fand, stammte zum Teil aus einem Teiche bei Marburg, zum Teil aus dem Fontäneteich zu Schloß Wilhelmshöhe bei Kassel; aus letzterem wurden besonders große Exemplare erhalten. Entweder wurden die frisch gefangenen Tiere sofort konserviert, oder sie wurden in einem großen bepflanzten Aquarium untergebracht. Als Nahrung erhielten sie feinen Grieß, der gern genommen zu werden scheint; in dem Aquarium hielten sich die Muscheln Monate hindurch vollkommen frisch, was unter anderm daraus geschlossen werden konnte, daß es bei ihnen desselben Kraftaufwandes bedurfte, um ihre Schalen zu öffnen, wie bei frisch gefangenen Tieren. Zur Beobachtung der Bewimperung und der Sinneszellen wurden kleine Stückchen aus den verschiedenen Körperregionen in

Ringerschem Gemisch untersucht. Zur Isolierung der Einzelelemente der Epithelien wurden Macerationsflüssigkeiten wie Drittelalkohol, verdünnte Kaliumbichromatlösung und schwache Methylenblaulösung neben einigen andern mit Erfolg angewendet. Zum Studium der Histologie wurden die Muscheln vor der Konservierung meist durch mehrstündiges Einlegen in eine 1%ige Cocainlösung betäubt, um die durch die Kontraktion der Muskeln bei der Konservierung entstehende Kräuselung und Faltenbildung zu vermeiden, die leicht falsche Vorstellungen hervorrufen können. Hierauf wurden entweder kleine Stücke der Schale mit daranhängendem Weichkörper mit einer Laubsäge herausgesägt und so konserviert, oder aber es wurde die Schale vorsichtig abgelöst und kleine Stückchen des Weichkörpers herausgeschnitten und für sich konserviert. Als Konservierungsflüssigkeit diente in der Hauptsache Zenkersche Flüssigkeit, doch wurden daneben auch Pikrinsalpetersäure, Sublimat, Sublimat-Eisessig, Formol und Flemmings Gemisch angewendet. Letzteres gab indessen bei nachfolgender Färbung mit Hämatoxylin nach Heidenhain ein solch ungleiches Bild der Epithelzellen, daß von seiner größeren Verwendung Abstand genommen wurde. Das konservierte und durch steigenden Alkohol entwässerte Material wurde entweder über Xylol und Xylol-Paraffin in reines Paraffin übergeführt, oder es wurde statt Xylol Chloroform angewendet, das dem absoluten Alkohol allmählich so lange zugesetzt wurde, bis reines Chloroform erreicht war; es folgte dann Überführung in Chloroformparaffin und schließlich Einbettung in reinem Paraffin. Die Stücke mit Schale mußten, wenn in Paraffin eingebettet werden sollte, vorher in salz- oder salpetersaurem Alkohol entkalkt werden; erfolgte die Einbettung in Celloidin nach der gewöhnlichen Methode, so wurden erst die eingebetteten Stücke langsam in salpetersaurem Alkohol entkalkt. Schließlich wurden Schnittserien von 3—15 μ Dicke angefertigt, die mit Hämatoxylin nach Heidenhain, Hämalaun, Methylenblau, Orange G-Hämatoxylin, Hämatoxylin-Eosin und Säurefuchsin nach van Gieson gefärbt wurden.

I. Der Mantel.

A. Morphologie und allgemeine Histologie.

Vom Rücken der Muschel entspringt als paarige Hautduplikatur der Mantel, der mit einem rechten und linken Mantellappen den Rumpf der Muschel umgibt und außen die Schale trägt. Die beiden Mantellappen umgrenzen die Mantel- oder Atemhöhle, in die der Fuß, die

Mundlappen und die Kiemen hineinragen. Während der eigentliche Mantel einen nur geringen Dickendurchmesser hat, ist sein freier Rand, von C. Schneider mit »Faltenkante« bezeichnet, durch eingelagerte Muskelmassen verdickt. Fig. 1 stellt einen Querschnitt durch die Mitte des Mantelrandes mit daranhängender Schale dar. Man sieht im Mantelrand drei starke Muskelzüge, die senkrecht zum äußeren Rand nach innen verlaufen; die beiden äußeren ziehen unter dem Epithel hin, während der mittlere und wichtigere, der sogenannte »Kantenmuskel«, in den äußersten Teil des Mantelrandes ausstrahlt und schräg aufsteigend zur Außenseite des Mantels verläuft. Hier vereinigt er sich mit dem unter dem Schalenepithel herlaufenden Muskelzug und inseriert durch Vermittlung des Mantelaußenepithels an der Innenseite der Schale (Fig. 1 *ml*); er ruft an ihr einen deutlich sichtbaren Eindruck, die »Mantellinie«, hervor, die parallel dem Schalenrand in einiger Entfernung verläuft und im vorderen und hinteren Teil der Schale in die Eindrücke der beiden großen Schließmuskeln übergeht. Der Kantenmuskel hat die Aufgabe, beim Schließen der Schalen den sonst etwas aus der Schale hervorragenden Mantelrand in diese zurückzuziehen (Fig. 2). Andre Muskelzüge, die durch ihre Kontraktion den Kantenmuskel unterstützen, verlaufen parallel zum Schalenrand und sind daher in der Fig. 1 quergetroffen, und ein drittes System verbindet die innere und die äußere Manteloberfläche. Im eigentlichen Mantel kommen nur wenig muskulöse Elemente vor. Als differenzierte Mantelmuskulatur hat man die beiden großen Adductoren oder Schalenschließer anzusehen,

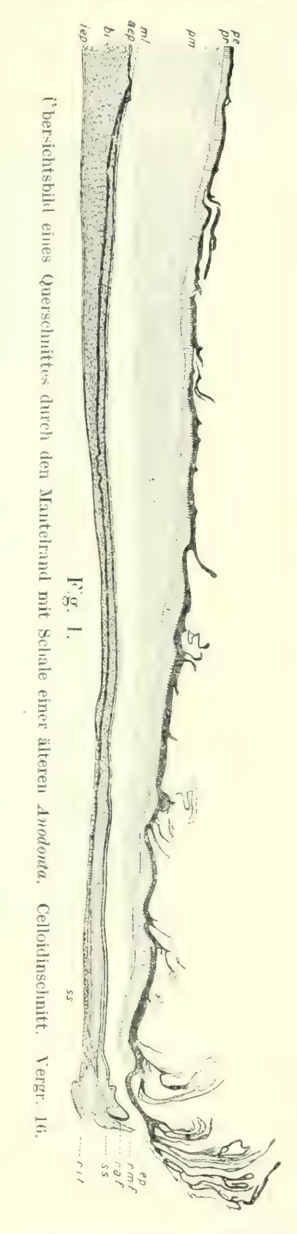


Fig. 1.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch den Mantelrand mit Schale einer älteren *Anodonta*. Celloidinschnitt. Vergr. 16.

die als Antagonisten des Ligamentes wirken, das als elastisches Band die beiden Schalenhälften auseinanderzuziehen sucht. Erschlaffen

daher beim Tode des Tieres die Adductoren, so klafft die Schale. Der vordere Schließmuskel verläuft vor der Mundöffnung, der hintere vor der Afteröffnung quer durch den Körper. Das Größenverhältnis der beiden Adductoren wird in der Systematik verwendet; da bei *Anodonta* der hintere Adductor der stärkere ist, gehört sie zu den



Fig. 2.
Photographie lebender Anodonten. Vergr. $^{1}/_{1}$.

Heteromyariern. Die Insertionsstellen der Schließmuskel und den Weg, den sie beim Fortrücken an der Schale während des Wachstums genommen haben, kann man als deutliche Eindrücke an der Schaleninnenfläche beobachten. Der Weichkörper ist dann weiter noch durch die Aufhängemuskeln des Fußes, die weiter unten mit diesem zusammen besprochen werden sollen, mit der Schale verbunden.

Nach obigen Darlegungen hat man also als freien Mantelrand das Stück des Mantels bis zur Mantellinie zu bezeichnen (Fig. 1). Wie die

Figur zeigt, teilt sich der Mantelrand distalwärts in drei Falten. B. RAWITZ unterscheidet am Mantelrand zwei Hauptfalten, eine Außenfalte und eine Innenfalte; letztere teilt sich wieder in vier Lamellen. Diese Lamellen, wie sie RAWITZ nennt, sind aber nur durch die bei der Konservierung hervorgerufenen Muskelkontraktionen entstanden; denn betäubt man vor der Konservierung die Muschel durch mehrstündiges Einlegen in eine verdünnte Cocainlösung (1%), so findet man stets drei Falten, die konstant auftreten: die Innenfalte (Fig. 1 *rif*), die Mittelfalte (*rmf*) und die Außenfalte (*raf*). In der Figur tritt die Innenfalte etwas gegen die beiden andern zurück, was etwa der Lage entspricht, wenn die Schale geschlossen ist. Ist aber die Schale geöffnet, wenn z. B. die Muschel umherkriecht, so sind die Innenfalten beider Mantellappen weit vorgestreckt, so daß sie sich mit ihren Spitzen berühren und die Mantelhöhle schließen, wie es Fig. 2 sehr schön zeigt. Die Mittelfalte trägt auf ihrer Außenseite ein dünnes organisches Häutchen, das »Periostracum« oder die »Epicuticula« (*ep* Fig. 1), wie RAWITZ es nennt, das allmählich an Dicke zunimmt und die äußerste Schicht der Schale bildet (Fig. 1 *pe*). Die Außenfläche der Außenfalte liegt der Schale an.

Die Mantelhöhle ist in ihrer ganzen Ausdehnung vom vorderen bis hinteren Schließmuskel offen. In der Gegend des hinteren Adductors, an der Verwachsungsstelle der Kiemen mit den Mantellappen (vgl. Fig. 34 u. 35), bildet der Mantel dadurch, daß sich seine Ränder zu zwei kurzen Röhren zusammenlegen, ohne jedoch zu verwachsen, die größere ventral gelegene Einströmungs- oder Branchialöffnung (Fig. 2 *bs*; Fig. 34 u. 35 *bs*) und die kleinere dorsal gelegene Ausströmungs- oder Analöffnung (Fig. 2 *as*; Fig. 34, 35 *as*). Nach LANG und RAWITZ besitzen *Unio* und *Anodonta* eine durch eine Verwachsungsstelle vom großen Mantelschlitz getrennte Analöffnung. Dorsal von der letzteren verwachsen allerdings die beiden Mantelränder (Fig. 2 *dmr*; Fig. 35 *dmr*), ventral, zwischen Anal- und Branchialöffnung, ist aber von einer Verwachsung nichts zu bemerken, wie schon erwähnt wurde und auch aus Fig. 35 zu ersehen ist. Eine Trennung der beiden Stromsysteme wird dadurch bewirkt, daß jederseits von der Verwachsungsstelle der Kiemen mit dem Mantel eine Falte, die Interspihonalfalte (Fig. 35 *isf*), bis zum Mantelrand zieht, die zusammen mit der der Gegenseite durch einfaches Aneinanderlegen die beiden Öffnungen trennt. Da die so entstehenden Rohre etwas über den Schalenrand hinaus hervorgestreckt werden können, bezeichnet man sie auch oft als »Siphonen«. Der Branchialsipho ist, wie die Fig. 2

zeigt, durch den Besitz von mehreren Reihen kegelförmiger Papillen ausgezeichnet (*pa*), die mit Sinneselementen versehen sind. Diese Papillen sind derart angeordnet, daß die der hinteren Reihen die Lücken in den vorderen ausfüllen. Auch zeichnen sich die Papillen der letzten, gewöhnlich vierten Reihe durch geringe Anzahl und größeren Dickendurchmesser aus. Dorsalwärts vom Analsipho verwachsen die beiden

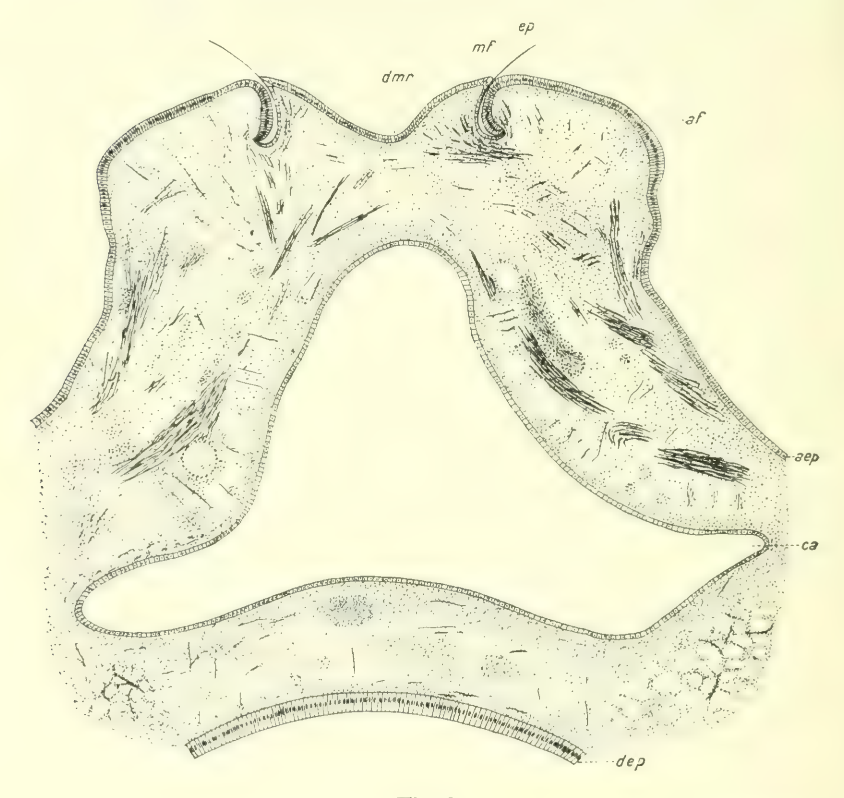


Fig. 3.

Übersichtsbild eines Querschnittes durch den Kanal (*ca*), welcher den dors. Mantelschlitz mit der Cloake verbindet, mit dors. Mantelrinne (*dmr*) und Enddarm (*dep*). Vergr. 22.

Mantelränder auf eine kürzere oder längere Strecke, die bei den einzelnen Individuen verschieden lang ist, indem ihre Innenfalten und zum Teil auch die Mittelfalten miteinander verschmelzen. Dabei bilden sie eine rinnenartige Vertiefung, die »dorsale Mantelrinne«. Fig. 2 (*dmr*) zeigt sie in ihrem Verlauf am Tier und Fig. 3 (*dmr*) ist ein Querschnitt durch diese Gegend. Kurz hinter dem Ligament (Fig. 2 *li*) weichen dann die beiden Mantelränder noch einmal auseinander, um

den »dorsalen Mantelschlitz« zu bilden; Fig. 4 (*dms*) stellt einen Querschnitt durch ihn dar. Bronn erwähnt den dorsalen Mantelschlitz als einen von den Siphonen getrennten Schlitz, der »dieser vorgerückten Lage ungeachtet öfters als abgesonderter Afterschlitz gedeutet wird«. Nach Wallengren und Lang kommen mehrere solcher Öffnungen hier vor; während sie aber nach Lang durch Teilung der Analöffnung entstanden sind, hält sie Wallengren für »offenbar zurückgebliebene Teile eines dorsalen Mantelschlitzes«. Bei der hier untersuchten Art ließen sich nur selten zwei Öffnungen an dieser Stelle beobachten, in

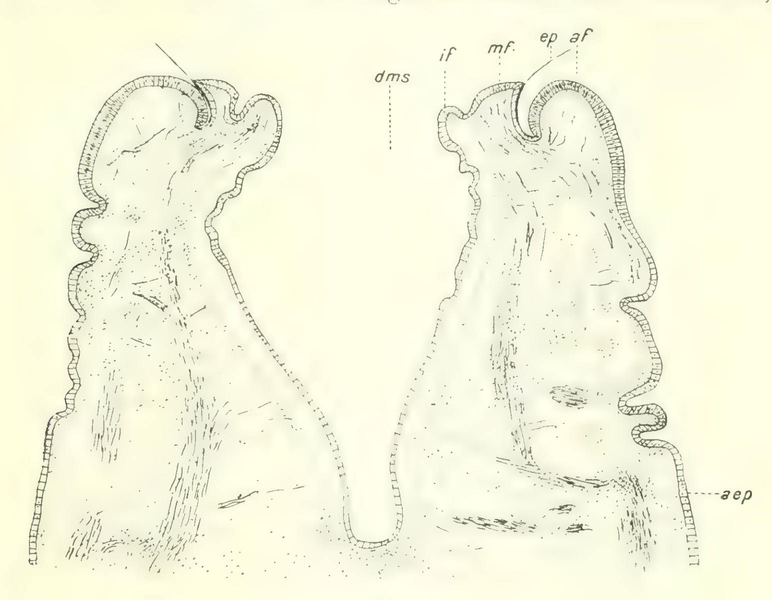


Fig. 4.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch den dors. Mantelschlitz. Vergr. 26.

weitaus den meisten Fällen war nur eine vorhanden, die in ihrer Ausdehnung stark variierte. Volle Klarheit über seine Herkunft und Bedeutung dürfte allein durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen gewonnen werden. Der dorsale Mantelschlitz führt basalwärts in einen Kanal (Fig. 3 *ca*), der oberhalb des Enddarmes (*dep*) analwärts verläuft und oberhalb des Afters in den Cloacalraum mündet, der von der großen Mantelhöhle infolge der Verwachsung der Kiemen abgetrennt wird. Da sich der dorsale Mantelschlitz im Gegensatz zu dem Branchial- und dem Analsipho bei klaffender Schale nicht aus ihr hervorstreckt, ja sich garnicht öffnet, sondern geschlossen bleibt, so ist er als rudimentärer, nicht mehr funktionierender Mantelschlitz anzusehen.

Vor dem dorsalen Mantelschlitz verwachsen dann die beiden Mantelränder wieder und bleiben es nun bis zum vorderen Schließmuskel. Sie bilden so die »Mantelnaht«, die aber nicht bloß durch die Ver-

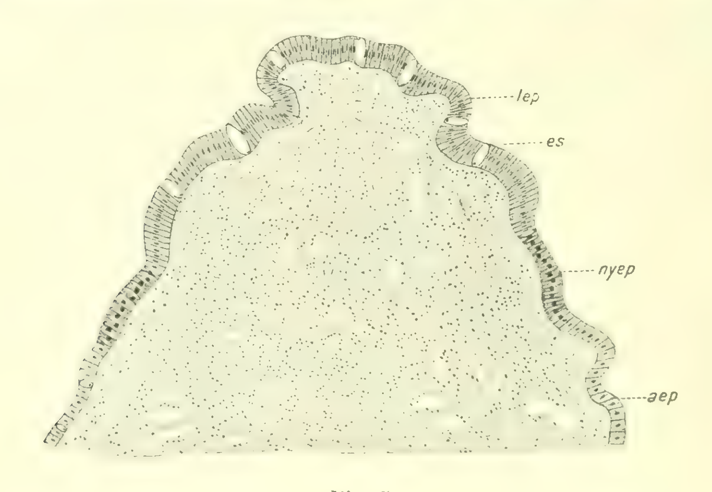


Fig. 5.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch die Mantelnaht unter dem Ligament. Vergr. 50.

schmelzung der Innen- und Mittelfalten der beiden Mantelränder entsteht, sondern hier verwachsen jetzt auch die Außenfalten, so daß sich ein Rückenwulst ergibt, der besonders unter dem hinteren Teil des Ligamentes stark ausgebildet ist. Nach dessen vorderem Ende zu nimmt der Wulst an Umfang langsam ab und ist vor dem Ligament als solcher nicht mehr zu erkennen. Fig. 5 gibt einen Querschnitt durch die Mantelnaht unter der Mitte des Ligaments wieder und Fig. 6 einen solchen vor dem Ligament.



Fig. 6.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch die Mantelnaht vor dem Ligament. Vergr. 50.

Im allgemeinen zeigt der Mantel eine gelbgraue Färbung und ist oft glasartig durchsichtig, so daß man die darunter gelegenen Organe durchschimmern sieht, so besonders im dorsalen Teil. Pigment findet sich in Form kleiner gelbbrauner Körnchen im Epithel des Mantelrandes,

wo es in besonderer Menge und fast schwarzer Nüance in der Gegend der Branchial- und Analöffnung vorkommt, im Epithel der dorsalen Mantelrinne und im hintersten Teil des Rückenwulstes der Mantelnaht. — Innerviert wird der Mantel vom Cerebral- und Visceralganglion; von letzterem geht der »große hintere Mantelnerv« zu den Papillen des Branchialsipho. An größeren Blutgefäßen ist im Mantel das Ringgefäß zu erwähnen, das von der vorderen und hinteren Mantelarterie gebildet wird und im Mantelrand verläuft. — Überall wird der

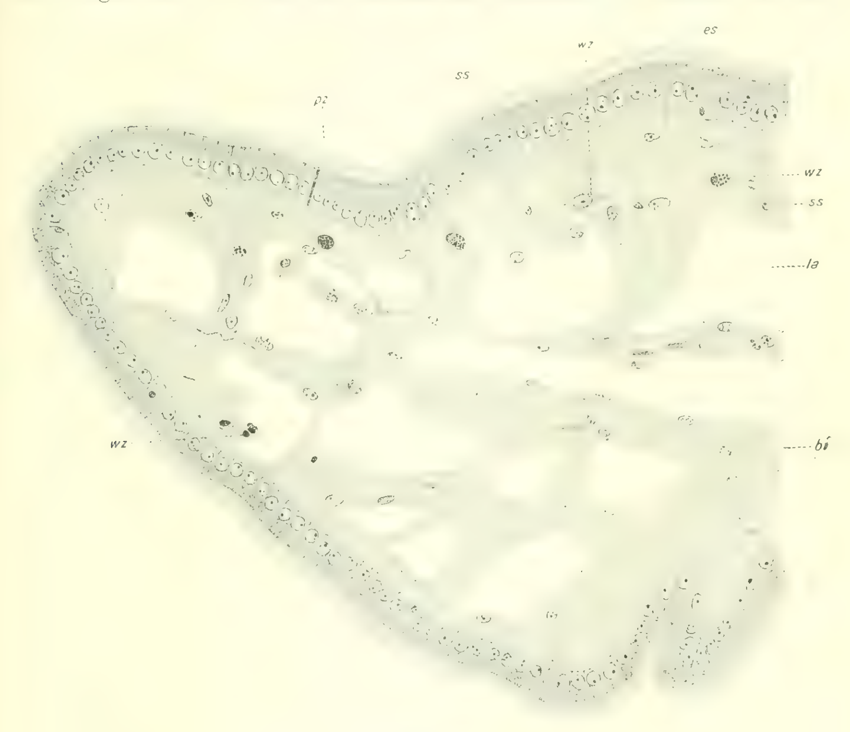


Fig. 7.
Querschnitt durch die Innenfalte des Mantelrandes. Vergr. 380.

Mantel von einem einschichtigen Epithel bekleidet, das auf der Innenseite mit Flimmern versehen ist. Zwischen den indifferenten Deckzellen liegen zerstreut Sinneszellen und Schleimzellen. Im Bindegewebe finden sich LANGERsche Blasen (Fig. 1 *bi*; Fig. 18 *lbl*); sie bilden ein ziemlich regelmäßiges Maschennetz, das ganz vorn im Mantelrand nicht so deutlich hervortritt, da es hier durch lacunäres Schwellgewebe verdrängt ist (Fig. 7 *la*). Dieselben Verhältnisse finden sich im eigentlichen Mantel, dort wo die Mantelreservoire sich befinden. Die LANGER-

schen Blasen zeichnen sich durch ihre Armut an Protoplasma und ihren Gehalt an Glycogen aus; der runde Kern ist wandständig. Sonst findet man außer Wanderzellen hin und wieder im Bindegewebe Einschlüsse parasitärer Natur. So sind die Entwicklungsstadien der in der Mantelhöhle zwischen den Kiemen lebenden Milbe *Unionicola* (*Atax*) *ypsilophora* häufig zu treffen, ebenso wie die der Distomee *Gasterostomum fimbriatum*, die im Darm verschiedener Fische parasitiert und deren Cercarie unter dem Namen »Bucephalus« bekannt ist. Das Vorhandensein der Parasiten macht sich schon äußerlich durch hellere Färbung an den betreffenden Stellen bemerkbar.

B. Das Epithel des Mantels.

1. Die Innenfalte des Mantelrandes.

a. Flimmerzellen und Schleimzellen.

Die Innenfalte des Mantelrandes zeigt ein typisches Flimmerepithel (Fig. 7), das wie alle übrigen Epithelien des Mantels durch eine stets deutlich wahrnehmbare Basalmembran gegen das Bindegewebe hin abgegrenzt ist. Es setzt sich aus kubischen Zellen zusammen, in deren Mitte ein großer, fast kugelförmiger Kern mit deutlichem Nucleolus und körnigem Chromatin gelegen ist. Das Protoplasma ist feinkörnig und mehr auf den proximalen Teil der Zelle beschränkt, da der distale Teil von grobkörnigem Pigment von gelber bis dunkelbrauner Farbe angefüllt ist. Die Wimpern sind sehr hinfällig und erhalten sich meist nur gut, wenn man die Muschel vor der eigentlichen Fixierung erst einige Minuten in Formol gebracht hat. Sie durchbohren die feine Cuticula der Epithelzellen und wurzeln in einer dicht darunterliegenden Reihe von Basalkörperchen, die indessen bei Konservierung mit ZENKERscher Lösung nicht so deutlich hervortreten. Wendet man aber FLEMMINGsche Lösung oder Pikrinsalpetersäure an und färbt dann mit Eisenhämatoxylin, so grenzen sie sich scharf ab; eine Fortsetzung der Wimpern in das Protoplasma der Zelle hinein ließ sich jedoch auch dann nicht wahrnehmen. Zwischen den indifferenten Flimmerzellen liegen Schleimzellen (Fig. 7 *es* und 8), die meist umfangreicher als jene sind und sie im Stadium tätiger Secretion zusammendrängen, wie in Fig. 8 zu sehen ist. In der Literatur werden diese Schleimzellen als »Becherzellen« bezeichnet; aus Gründen aber, die weiter unten, im Kapitel über den Fuß, näher ausgeführt werden sollen, wird diese Bezeichnung hier nicht angewendet. Für sie wurde der Name »epitheliale Schleimzellen« gewählt zum Unterschied von

den gleich zu besprechenden »subepithelialen Schleimzellen«, die als Drüsenzellen bisher beschrieben wurden. Die epithelialen Schleimzellen können verschiedene Gestalt zeigen, doch sind sie meist oval. Der Inhalt färbt sich bei Doppelfärbung mit Orange G-Hämatoxylin veilchenblau, mit Hämatoxylin-Eosin violett und gibt also die Reaktion auf Mucin. Die Fig. 8 zeigt ein Stadium, auf dem die Zelle sich in vollster Secretionstätigkeit befindet. Ihr Kern ist kleiner als der der benachbarten Flimmerzellen und enthält keinen Nucleolus, sondern nur fein verteiltes Chromatin, dessen dichte Lagerung die intensive Färbung des Kernes bedingt.

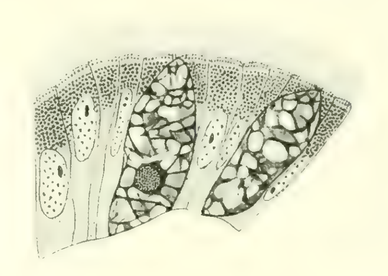


Fig. 8.
Epitheliale Schleimzellen im Flimmerepithel der Innenfalte des Mantelrandes. Vergr. 930.

Außer diesen nur im Epithel gelegenen Schleimzellen gibt es noch andre (Fig. 1; Fig. 7 *ss*), die subepithelial gelegen sind und durch einen schmalen Ausführungsgang zwischen den Epithelzellen nach außen münden; es sind dies die schon erwähnten subepithelialen Schleimzellen. Für den Mantelrand von *Anodonta anatina* gibt RAWITZ an: »Nur in den vordersten Partien desselben, in der Nähe des vorderen Schließmuskels zeigt sich die Situation insofern verändert, als hier der Schleim an Drüsen gebunden ist, die als vielzellige Gebilde erscheinen und durch Becherzellen nach außen münden.« Aus der beigegebenen Zeichnung zu schließen, meint RAWITZ die Innenfalte des Mantelrandes; er zeichnet aber weder Zellgrenzen noch Kerne in seine vielzelligen Drüsen. Auf Schnitten von *Anodonta cellensis* waren vielzellige Drüsen nicht zu finden; dagegen ließen sich im ganzen Mantelrand, nicht nur »in den vordersten Partien« desselben, in der Innenfalte und zum Teil auch in der Mittelfalte einzellige



Fig. 9.
Subepitheliale Schleimzellen im Flimmerepithel der Innenfalte des Mantelrandes. Vergr. 930.

subepitheliale Schleimzellen feststellen. Sie dringen mitunter tief ins Bindegewebe ein (Fig. 9) und liegen oft in größerer Anzahl nahe beieinander. Da man auf Schnitten die langen schmalen Ausführungsgänge meist nicht vollständig trifft, so können mehrzellige Drüsen vorgetäuscht werden. Der Kern liegt im basalen stets bauchig angeschwollenen Teil der Schleimzelle und ist relativ sehr klein. Ebenso wie die epithelialen Schleimzellen geben auch die subepithelialen Mucinreaktion. Wenn RAWITZ angibt, daß die Drüsen »durch Becherzellen nach außen münden«, so ist aus seiner Figur nicht zu entnehmen, wie das geschieht. Man kann sich auch kaum vorstellen, wie die subepitheliale Schleimzelle durch die im Epithel gelegene nach außen münden sollte, da es sich um zwei gesonderte, für sich existierende secretorische Elemente handelt. Außerdem müßte man dann auch in der »Becherzelle« einen Kern finden; es ist mir jedoch nicht gelungen, in meinen Präparaten dergleichen festzustellen. Die subepithelialen Schleimzellen münden einfach zwischen den Epithelzellen durch einen meist schmalen Ausführungsgang nach außen.

Die Schleimzellen, sowohl die epithelialen wie die subepithelialen, stellen eine Art Schutzorgan dar, indem sie die Körperoberfläche in das von ihnen produzierte Secret einhüllen, ebenso wie sie damit in die Mantelhöhle eindringende Fremdkörper durch Umhüllung mit Schleimmassen unschädlich machen können; anderseits pflegen sie Nahrungskörper darin einzubetten und diese so vermittels gewisser Flimmerströmungen zum Munde zu befördern. Davon wird weiter unten noch die Rede sein.

b. Sinneszellen.

Im Bereiche des Branchialsipho trägt die Innenfläche der Innenfalte vier Reihen kegelförmiger Papillen (Fig. 2 *pa*). Man bezeichnet diesen Teil daher auch als »Zacke«. Auf Schnitten durch die Zackengegend sieht man, daß das Epithel der Papillen fast dasselbe Aussehen hat wie das Innenfaltenepithel. Es sind ebenfalls Flimmerzellen mit großem runden bis ovalen Kern. Schleimzellen kommen jedoch im Epithel der Papillen nicht vor. Untersucht man eine Papille lebend, so sieht man oft, nicht immer, bei starker Vergrößerung und geeigneter Beleuchtung zwischen den lebhaft schlagenden Flimmern hin und wieder konische Gebilde, die stark lichtbrechend sind und sich nicht bewegen (vgl. Fig. 10 *sb*). Es sind die von BOLL als Borstenhaare bezeichneten Sinneshaare, die zu ganz anders gearteten Zellen gehören als die gewöhnlichen Flimmern. BOLL beschreibt sie als schlanke Spitzen oder

Haare, »die ähnlich wie der Dorn aus dem Zweig aus der Cuticula hervorkommen; es sind aber keine starren Cuticularschichten, sondern weiche biegsame Haare«. Später hat sie FLEMMING bei verschiedenen Mollusken untersucht und dabei festgestellt, daß die Borstenhaare BOLLS keine einheitlichen Gebilde sind, sondern aus einer Anzahl Härchen bestehen, die im Leben meist zusammenkleben und oft erst bei Zusatz von Reagenzien auseinanderfallen. Bei *Anodonta piscinalis* fand er, daß sie hier kürzer und dicker als bei *Mytilus* sind und sich besonders leicht aus mehreren Haaren zusammengesetzt kundgeben. »Die Bündel sind hier oft so breit, daß ich anfangs glaubte, in ihnen die Enden von becherförmigen Organen vor mir zu haben, wie sie BOLL in der Haut mehrerer Mollusken schildert, bis mich die Isolation eines andern belehrte. Es ist noch zu bemerken, daß nicht bei jedem Tier und auch nicht an allen Papillen die Bündel gleich zahlreich und gleich lang sind, manchmal sehr kurz und stumpf — wie abgenutzt — erscheinen.« Die Sinnesborsten von *Anodonta cellensis* können ebenfalls ziemlich breit sein, wie Fig. 10 zeigt; auch hier variiert ihre Zahl bei den einzelnen Individuen und an den einzelnen Papillen stark.



Fig. 10.
Stück aus dem Analsipho nach dem Leben mit Sinnesborsten zwischen den Flimmern. Vergr. 560.

An einer macerierten Papille erkennt man, daß das vorher einheitlich erscheinende Epithel neben den indifferenten Flimmerzellen noch andre aufweist, die besonderen Bau zeigen. Zur Maceration eignen sich am besten neben verdünnter Kaliumbichromatlösung (5%) RANVIERS Drittelalkohol und verdünnte Pikrinsäure, doch ist die Einwirkung dieser Reagenzien zu verschieden, als daß man nähere Angaben über die Dauer der Einwirkungszeit geben könnte. Während das eine Mal z. B. Drittelalkohol schon nach drei Tagen gute Präparate lieferte, waren ein andres Mal die Objekte nach 14 Tagen noch nicht maceriert. An einem Stückchen Zacke mit mehreren Papillen zeigte eine einzige keine Flimmerzellen mehr, während an den andern das Epithel noch völlig intakt war und noch dichten Flimmerbesatz aufwies. Durch die Maceration werden die indifferenten Flimmerzellen abgelöst, so daß man sie in der Flüssigkeit umherschwimmen sieht. Sie besitzen am proximalen Ende eine besenartige Ausfaserung, wie es Fig. 11 wiedergibt. Das distale Ende ist etwas gewölbt und zeigt einen stark lichtbrechenden breiten Saum; die Flimmern sind nur selten noch

erhalten. Demgegenüber sitzen die anders gestalteten Zellen der Papille noch auf (Fig. 12). Es sind schmale, lange Zellen mit feinkörnigem Protoplasma, die sich am distalen Ende zu einem mehr oder weniger scharf abgesetzten Köpfchen verbreitern können. Dieses trägt einen schmalen, stark lichtbrechenden Cuticularsaum, der im Gegensatz zu den indifferenten Flimmerzellen eine gerade Linie bildet. Flemming zeichnet ihn geschlossen und von den etwas in die Substanz des Köpfchens hineinragenden Sinneshaaren durchbohrt. Bei sehr starker Vergrößerung ist indessen, wie auch schon Rawitz hervorhebt, an gut erhaltenen Zellen deutlich zu erkennen, »daß der freie Rand kein einheitliches Gebilde ist, sondern aus einer doppelten, durch zarte parallele Stränge verbundenen Knöpfchenreihe besteht. In der äußersten Reihe wurzeln die Borsten; sie setzen sich aber durch die die Knöpfchen der zweiten Reihe verbindenden Stränge in die Substanz der Zelle fort, wie dies Flemming ganz richtig beobachtet hat, und sind hier bis tief in den Hals hinein zu verfolgen«. Die »äußerste Reihe« stellt eben die verdickten Bulbi der Wimpern dar, die durch einen feinen Cuticularsaum verbunden sind, und die »Knöpfchen der zweiten Reihe« sind die Basalkörperchen (Fig. 12). Bringt man die macerierte Papille für einige Zeit in eine Lösung von $1^0/_{00}$ Osmiumsäure, so kann man oft die Sinneshaare bei geeigneter seitlicher Beleuchtung noch eine Strecke weit in das Protoplasma hinein verfolgen, wie es Fig. 12 zeigt. Das proximale Ende der Sinneszellen ist ebenfalls verdickt und ist in das Bindegewebe verlagert. Es enthält den großen Kern, der rund oder oval ist und reichlich Chromatin enthält, und läuft spitz in einen Faden aus, an dem

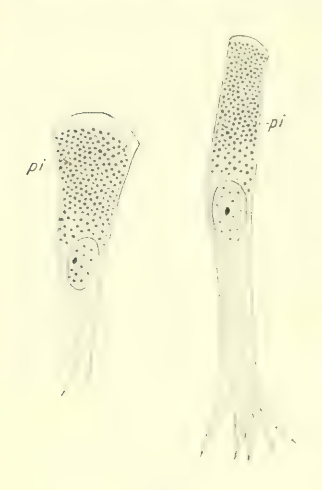


Fig. 11.
Deckzellen des Mantelrandes mit besenartiger Ausfaserung am proximalen Ende, Pigment führend. Nach einem Macerationspräparat. Vergr. 930.



Fig. 12.
Pinselzelle mit Sinneshaaren und Nervenfaser. Nach einem Macerationspräparat. Vergr. 930.

man manchmal die Zelle in der Flüssigkeit umherpendeln sehen kann, wenn sie etwas aus dem Gewebe hervorgezerrt wurde. Manchmal auch hat sich eine solche Zelle mit ihrem Faden ganz losgelöst, und dann bemerkt man, daß der Faden mit kleinen Anschwellungen versehen ist und sich so als Nervenendfaser zu erkennen gibt (Fig. 12). »Sieht man von letzterem ab«, sagt FLEMMING, »so hat das ganze Ding Ähnlichkeit in der Form mit einem am Stielende kolbig verdickten Pinsel, und ich will es daher zum Unterschied von den übrigen Zellen der Oberhaut, im Folgenden als 'pinselförmige Zelle' bezeichnen.« Nach FLEMMING inseriert die Nervenendfaser oft seitlich; zuweilen erschien es ihm auch, als setze sie sich bis an oder gar in den Kern fort. Er hatte hierzu die Pinselzellen einige Zeit in verdünnte Osmiumsäure gelegt und gibt selbst an, daß das Protoplasma durch Schrumpfung verunstaltet war und der Stiel oft schraubenmäßig gewunden aussah. An den gleichen Objekten, die ebenfalls mit Osmiumsäure behandelt, aber gut erhalten geblieben waren, ließ sich ein Eindringen der Nervenendfaser nicht feststellen.

APÁTHY, der sich in seinen »Studien zur Histologie der Najaden« ebenfalls mit den Pinselzellen beschäftigte, konnte keinen Nervenfaden beobachten. Nach ihm ist die Pinselzelle kein einheitliches Gebilde, sondern besteht aus zwei Zellen, einer der Oberfläche zugekehrten spindelförmigen Epithelzelle mit länglichem Kern und schwarzem Pigment und einer mehr oder minder tief in das subepitheliale Gewebe eindringenden kegelförmigen Ganglienzelle mit rundem Kern und grobkörnigem gelbem Pigment. Die Ganglienzelle wird durch einen eigentümlichen Entwicklungsgang von der Epithelzelle meist eingeschlossen, und von ihr zieht ein verbindender Protoplasmafortsatz nach dem Kern der Epithelzelle hin. Wie schon RAWITZ bemerkt, befindet sich hier APÁTHY in einem Irrtum. Das Protoplasma des Köpfchens ist zwar manchmal etwas grobkörnig, aber ein Kern war darin niemals zu beobachten. FLEMMING sah manchmal »um die hineindringenden Füße der Härchen herum etwas körnige Masse, gleich als läge dort um diese her noch irgendein differenziertes, axiales Gebilde; doch kann ich nicht entscheiden, wie viel von dieser Erscheinung künstlich durch das Macerationsmittel hervorgebracht sein mag«. Ein besonderes »axiales Gebilde« war nie zu beobachten, sondern höchstens eine etwas gröbere Protoplasmastruktur. Pigment ließ sich ebenfalls niemals wahrnehmen, da gerade auch der Mangel hieran die Pinselzellen vor den indifferenten Flimmerepithelzellen auszeichnet; wie auch FLEMMING angibt, daß er in einigen Zellen im Köpfchen einige dunklere

Pigmentkörner »öfter nur äußerlich anheftend oder auch vor dem Kern« antraf. Daß die Pinselzellen tatsächlich mit dem Nervensystem in Verbindung stehen, wies FLEMMING nach, indem er macerierte Papillen in Osmiumsäure härtete und zwischen Hollundermark schnitt. Er fand dann, daß der feine Faden sich rückwärts in die Ausläufer des die Papillen versorgenden Mantelnerven fortsetzte. Auf Schnitten sind die Pinselzellen schwer vollständig zu erhalten, da ihre Mitte sehr schmal ist und man sie wegen ihrer Länge nur selten auf einen Schnitt bekommt, wie es die Figuren 7 (*pz*) und 13 zeigen; sie haben dieselbe Form wie die in Fig. 12 wiedergegebene Sinneszelle eines Mazerationspräparates. Der runde Kern enthält einen deutlich hervortretenden Nucleolus neben körnigem Chromatin. An der linken Pinselzelle (Fig. 13)

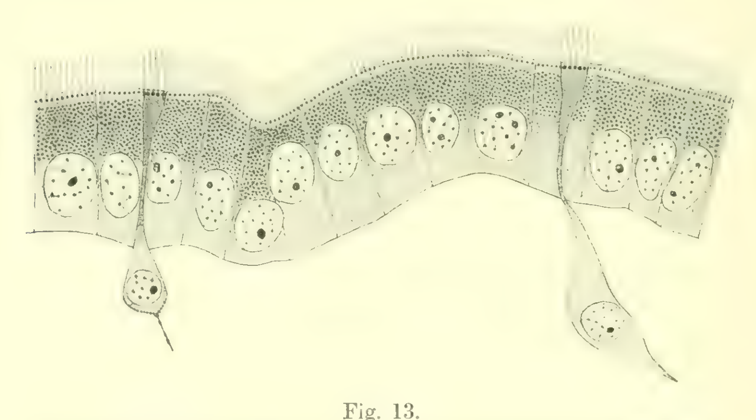


Fig. 13.

Pinselzellen im Flimmerepithel der Innenfalte des Mantelrandes. Vergr. 930.

ist die Nervenendfaser zu sehen, die körnige Anschwellungen erkennen läßt und den basalen angeschwollenen Teil der Sinneszelle etwas umspinnt; ein Eindringen in die Zelle war nicht festzustellen.

Was nun die Funktion der Pinselzellen anlangt, so faßt sie FLEMMING, ebenso wie schon BOLL, auf als Neuroepithelien, die als »Endgebilde der sensiblen Hautnerven die Gefühlszellen der Mollusken sind«. Sie sind daher an der ganzen nicht von der Schale bedeckten Körperoberfläche verteilt, wenn sie auch an einigen besonders wichtigen Stellen zahlreicher auftreten. So sagt SIMROTH: »Die hauptsächlichste Sonderung und Lokalisierung des Gefühls findet bei unsern Muscheln sicher in den kurzen Papillen statt, welche die Einfuhröffnung des Mantels für das Wasser umstehen. Es spricht dafür ihr Fehlen am Ausfuhrsipho, so wie weiter der außerordentlich reiche Besatz mit

einfachen und komplizierten, sehr kräftigen Tastborsten. Diese stehen namentlich dicht nach der freien Spitze zu, welche zugleich durch Pigmentarmut sich auszeichnet. Das Epithel wimpert dabei sehr stark, doch scheinen die Cilien den dunkel pigmentierten Epithelzellen zu fehlen. Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß uns hier, nebst dem Ohre, das wichtigste Sinnesorgan der Blätterkiemer vorliegt«. Darauf ist zu sagen, daß allerdings die Papillen des Branchialsiphos mit zahlreichen Sinneszellen versehen sind, da sich hier die Haupteingangspforte in die Mantelhöhle befindet, durch die das Atemwasser mit den darin suspendierten Körpern einströmt. Ist der Branchialsipho aus der Schale hervorgestreckt, so werden die einzelnen Papillen durch bestimmte Muskeln noch besonders von der Innenfalte steil aufgerichtet, um eine möglichst große Menge des einströmenden Atemwassers zwischen sich durchfließen zu lassen. Daß die Papillenspitze »durch Pigmentarmut sich auszeichnet«, kommt mitunter vor, ist aber keineswegs die Regel und findet sich auch nicht gleichzeitig bei allen Papillen eines Tieres. Stets aber sind alle Zellen bewimpert, auch die »dunkel pigmentierten«. Fehlen dem Analsipho nun auch die Papillen, so kommen die Sinneszellen auch da in großer Anzahl vor. Fig. 10 gibt ein Stück vom Analsipho mit zwei Sinnesborsten, nach dem Leben gezeichnet, wieder. Aber auch sonst findet man Sinneszellen häufig; so stammen die Schnitte, nach denen Fig. 7 und 13 gezeichnet wurden, aus der Mitte des Mantelrandes.

2. Die Mittelfalte des Mantelrandes.

Das Epithel der Innenfalte geht über in das der Innenseite der Mittelfalte (Fig. 1 *rmf*). Die Zellen zeigen denselben Habitus und führen Pigment, sind aber nicht bewimpert; nach der Spitze der Mittelfalte zu strecken sie sich und werden schmäler und höher. Vereinzelt kommen auch epitheliale und subepitheliale Schleimzellen vor. — Ein ganz andres Aussehen hat die Außenfläche der Mittelfalte (Fig. 14 *maep*, Fig. 15). Sie besitzt ein niedriges kubisches Epithel, das die Matrix eines dünnen organischen Häutchens darstellt. Es ist dies das »Periostracum« oder die »Epicuticula« von Rawitz, die während ihres Verlaufes an dieser Zellschicht stetig an Stärke zunimmt (*ep*). Hat die Epicuticula das Epithel verlassen, so biegt sie nach außen um und bildet die äußere Schicht der Schale (Fig. 1 *pe*). Die Faltungen (*f*) des Periostracums erklärt Rassbach »durch stärkere Produktion von Periostracumsubstanz entstanden als notwendig war, um die Verbindung zwischen Mantelrandfalte und Schalenrand in Form einer glatten

Membran herzustellen«. Das kubische Epithel (Fig. 14 u. 15) wird von flachen, niedrigen Zellen gebildet, die sich meist nicht scharf voneinander abgrenzen, jedoch stets von dem darunterliegenden Bindegewebe durch eine deutlich hervortretende Basalmembran geschieden sind. Die Höhe der Zellen ist sehr verschieden, wie es besonders in Fig. 15 zu sehen ist. Es kann dies seinen Grund in dem verschieden starken Substanzverbrauch bei der Bildung des Periostracums haben, vielleicht dient es auch als Mittel zu seiner besseren Verankerung. Die Kerne der Zellen treten deutlich hervor und haben runde bis ovale Gestalt. Das Protoplasma ist feinkörnig, und zwar ordnen sich die Körnchen, wie man bei sehr starker Vergrößerung sieht, im distalen



Fig. 14.

Querschnitt durch den Teil des Mantelrandes, wo Außenfalte (*aiep*) und Mittelfalte (*maep*) zusammenstoßen, mit jung angelegter Epicuticula am Außenepithel der Mittelfalte. Vergr. 930.

Teil der Zelle in Reihen an, die senkrecht zur Zelloberfläche stehen (Fig. 15). Ähnlich konstatierte Rawitz bei *Anodonta anatina* eine Andeutung einer Stäbchenstruktur, während Moynier de Villepoix bei *Anodonta ponderosa* keine Streifung beobachten konnte. Oft werden die Zellen auch nach ihrem distalen Teil zu schmäler, so daß die Schlußleisten auseinander weichen und Zwischenräume zwischen den Zellen erkennen lassen. Während die Zellen am Grunde der Falte und auch noch in ihrer Mitte flach sind und meist senkrecht zum Periostracum stehen, werden sie nach der Spitze der Falte zu höher und sind gegen das Periostracum geneigt. Schleimzellen kommen im Epithel der Außenfläche nicht vor.

Nach Untersuchungen, die LIST an Mytiliden anstellte, treten Muskelzüge durch das Epithel direkt an das Periostracum heran und sind nach ihm zusammen mit den niedrigen Epithelzellen der Außenseite der Mittelfalte die Bildner des Periostracums, indem dieses durch chemische Umwandlung ihrer peripheren Abschnitte entsteht. Ebenso findet F. MÜLLER bei *Anodonta*: »Das die Schale überziehende Periostracum ist in einer Falte des Mantelrandes mit den Muskelbündeln desselben verwachsen, die mit ihrem anderen Ende die Mantellinie an der Schale bilden.« Im weiteren gibt er noch an, daß im vorderen und hinteren Teil des Mantelrandes zwischen Periostracum und Muskel deutlich Epithelzellen in ähnlicher Weise wie an der Mantellinie gelegen seien, während im ganzen mittleren Teil des Mantelrandes zwischen Periostracum und Muskel keine Epithelzellen zu erkennen und hier

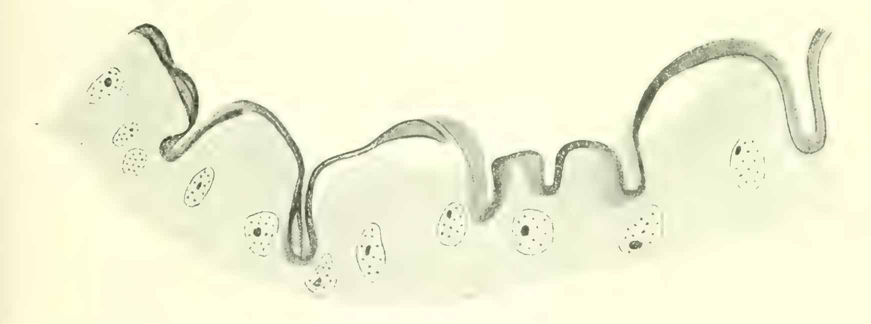


Fig. 15.
Epithelzellen der Außenseite der Mittelfalte mit bereits stark verdickter Epicuticula. Vergr. 930.

das Periostracum den Muskelbündeln direkt aufgelagert sei. Demgegenüber lassen meine Querschnitte durch den ganzen Mantelrand deutlich erkennen, daß überall ein Epithel vorhanden ist. Ebenso konnte ich niemals beobachten, daß Muskelzüge am Periostracum inseriert hätten. Es treten wohl solche gerade hier am Grunde der Falte in besonderer Stärke an das Epithel heran, aber niemals hindurch, Es kann also auch hier bei *Anodonta cellensis* von einer Beteiligung an der Bildung des Periostracums durch Muskelzellen nicht die Rede sein. Was nun die Bildung des Periostracums anlangt, so entsteht es nicht durch einen einfachen Secretionsvorgang. MOYNIER DE VILLEPOIX läßt es durch Cuticularisierung der Epithelzellen, TULLBERG durch Umwandlung des äußeren Teiles der Epithelzellen entstehen, während sich nach RAWITZ die zarten Stränge direkt in die Epicuticula fortsetzen. Bilder wie Fig. 15 deuten darauf hin, daß das Periostracum

durch chemische Umwandlung des distalen Teiles der niedrigen Epithelzellen gebildet wird; die starke Reduktion mancher Zellen erklärt sich durch besonders starke Beteiligung an der Bildung von Periostracumsubstanz. In seinem Verlauf vom Grunde der Falte bis zum Schalenrand, d. h. bis es das Epithel verläßt, wird es breiter, und dieses Dickenwachstum verdankt es dem Innenepithel der Außenfalte, das ihm durch Secretion Lamellen auflagert, die man mitunter bei starker Vergrößerung sehen kann. Diese Art erklärt auch, warum man meist auf den Schnitten das Periostracum von der Außenfalte abgehoben findet. Auf gut erhaltenen Schnitten kann man jedoch beobachten, daß das Periostracum sowohl der Außenseite der Mittelfalte als auch der Innenseite der Außenfalte anliegt.

3. Die Außenfalte des Mantelrandes.

Das Innenepithel der Außenfalte hat wieder ein ganz andres Aussehen wie das angrenzende eben besprochene Außenepithel der Mittelfalte. Es ist ein typisches Cylinderepithel (Fig. 14 *a*, *iep*), das infolge seiner Eigenschaft, gewisse Farbstoffe wie Orange G in hohem Grade festzuhalten, den Eindruck eines Drüsenepithels macht. Es wird von hohen schmalen Zellen gebildet, die dicht gedrängt stehen. Das Protoplasma ist grobkörnig, namentlich im distalen Teil der Zellen trifft man stets eine Anzahl größerer Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben; oft tingiert es sich so stark, daß der langgestreckte, basal gelegene Kern fast verschwindet.



Fig. 16.
Hohes secernierendes Epithel der Außenfalte mit Secretbelag. Vergr. 930.

Im Grunde der Innenseite drängen sich die Zellen so eng zusammen, daß ein Wulst entsteht, der eine Mehrschichtigkeit des Epithels vortäuschen kann und nach Schneider den Eindruck eines Wachstumsherdes macht. Trotz sorgfältigen Suchens wurden keine Mitosen beobachtet, doch machen verschiedene Befunde die Annahme sehr wahr-

scheinlich, daß von hier aus das Wachstum des Mantelrandes vor sich geht. So sind Zellgrenzen meist gar nicht oder nur schwer zu erkennen, und die Kerne enthalten neben einem großen Nucleolus nur sehr wenig feinkörniges Chromatin und sind oft von einem Hof helleren Protoplasmas umgeben, wie er bei Teilungsvorgängen aufzutreten pflegt.

Nach der Spitze der Außenfalte zu wird das Innenepithel niedriger und bildet ein einfaches kubisches Epithel mit runden Kernen, das auch noch einen Teil der Außenseite auskleidet, um dann wieder allmählich in ein Cylinderepithel überzugehen, das sich aus hohen secernierenden Zellen zusammensetzt (Fig. 16). Ihr Protoplasma ist feinkörnig und enthält vor dem Kern zahlreiche sich mit Orange G und Hämatoxylin (Heidenhain) intensiv färbende Körner. Der distale Teil kann, wenn die Zellen gerade mit der Bildung von Secret beschäftigt sind, wabige Struktur zeigen; auch sind dann oft Schlußleisten sichtbar (*sl*). Wie in der Figur angedeutet wurde, können die Zellen von einem Secretbelag (*se*) bedeckt sein, der zur Bildung der Prismenschicht (Fig. 1 *pr*) dient. Auf Schnitten durch junge Muscheln mit Schale konnte Rassbach diese hohen Zellen im Zusammenhang mit der Prismenregion des Schalenrandes beobachten.

4. Die Mantelinnenfläche.

Das Innenepithel der Innenfalte (Fig. 7) wird nach dem Rücken zu allmählich niedriger und geht über in das niedrige Epithel der Mantelinnenfläche (Fig. 18 *iep*). Es setzt sich zusammen aus kubischen Flimmerzellen, die im distalen Teile Pigment führen können, das besonders in der Gegend der Zacke und des Analsipho auftritt, wo es sich äußerlich durch fast schwarze Färbung kundgibt. Das Protoplasma ist dicht und feinkörnig und umschließt den basal gelegenen runden Kern. Zwischen den Flimmerzellen liegen zahlreiche Schleimzellen.

5. Die Mantelaußenfläche.

a. Mantellinie und Schließmuskelansatz.

Das hohe Cylinderepithel der Außenfläche der Außenfalte wird nach dem Rücken zu niedriger und geht schließlich hinter der Mantellinie (Fig. 1 *ml*) in das eigentliche Mantelaußenepithel über. Schnitte durch die Mantellinie zeigen, daß das Mantelaußenepithel an dieser Stelle insofern modifiziert ist, als es wegen seiner Aufgabe, den Muskeln Anheftung an der Schale zu ermöglichen, ein andres Aussehen hat wie die angrenzenden Epithelien der Mantelaußenfläche. Dadurch, daß die Muskeln durch die Epithelzellen hindurchgehen und so an

der Schale inserieren, entsteht ein besonders differenziertes Haftepithel, das an seiner Oberfläche eine vierte Schalenschicht, die sogenannte »Helle Schicht«, ausscheidet, deren organische Grundsubstanz bei geeigneter Konservierung und Entkalkung meist am Epithel haften bleibt (Fig. 17 *h*). Ein ähnliches Haftepithel läßt sich auch an den andern Ansatzstellen von Muskeln an die Schale beobachten. Die Epithelzellen der Mantellinie (vgl. RASSBACH, Fig. 38) sind etwas niedriger wie die anschließenden der Mantelaußenfläche (Fig. 18 *aep*), auch zeigen sie ein dichteres Protoplasma, das wie bei allen Haftepithelzellen eine Andeutung fädiger Struktur zeigt (Fig. 17 *mhep*). Der runde Kern liegt meist in der Mitte der Zelle. Während die Zellen in der Mitte der Mantellinie senkrecht zu der Schalenfläche stehen, sind sie an den

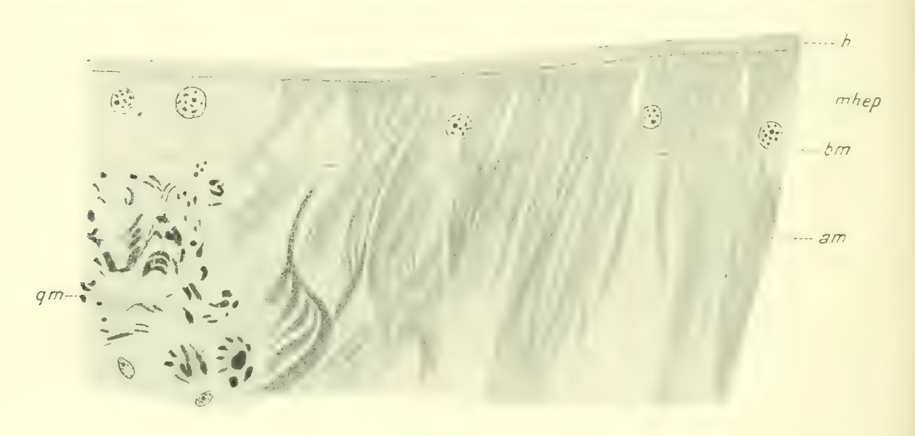


Fig. 17.
Querschnitt durch den Schließmuskelansatz einer älteren *Anodonta* mit entkalkter heller Schicht. Vergr. 930.

beiden Enden mehr oder weniger dagegen geneigt. F. MÜLLER gibt an, daß an der Mantellinie »von den sich an die Schale ansetzenden Muskelfasern Zellen vollständig umschlossen werden, so daß wirkliche Zellräume gebildet werden, die epithelartig angeordnet sind und oft leer erscheinen. An dem nach dem Rücken des Tieres zugekehrten Teil der Mantellinie finden sich solche Zellräume zwischen den Muskelfasern nicht«. Die Angabe, daß die Zellen »oft leer erscheinen« dürfte wohl auf einer Verwechslung mit Intercellularräumen beruhen oder auch mit Kunstprodukten, die bei der Konservierung und Entkalkung entstanden sind. Jedenfalls konnte kein konstantes Auftreten festgestellt werden, wie man nach MÜLLER glauben könnte. In sein Bild vom Schließmuskelansatz hat er kein Epithel hineingezeichnet; Schnitte

durch diese Muskelansätze (Fig. 17) zeigen aber ein ähnliches Haftepithel, wie es für die Mantellinie beschrieben wurde. Das grobkörnige Protoplasma der Zellen zeigt eine deutlich längsfädige Struktur. SCHNEIDER warnt daher: »Die Faserenden müssen scharf von den eigentlichen Zellfäden, die weniger kräftig hervortreten, unterschieden werden.« Weiter gibt er an, daß die Muskelfaserenden »zwischen den Zellen« inserieren und befindet sich damit in gewisser Übereinstimmung mit MÜLLER, wie aus der oben angeführten Stelle hervorgeht. Gute Schnitte lassen aber erkennen, daß die Muskelfasern nicht zwischen den Zellen des Epithels hindurchgehen und so an der Schale inserieren, sondern daß die Muskelbündel in die Zellen eindringen. Zu demselben Ergebnis kommt RASSBACH, wenn er sagt, daß das Epithel »in innigstem Zusammenhang mit den Muskeln, welche in die Epithelzellen eindringen«, stehe. Einen von diesem, bei *Anodonta* herrschenden abweichenden Bau der Muskelansatzstellen beschreibt LIST bei Mytiliden. Er fand hier, daß die Enden der Muskelfasern mit den Epithelzellen zu einem einheitlichen Gewebselement verschmolzen, indem bei *Mytilus* diese kompakte Masse an der Schale inserierte, während sie sich bei *Modiola* in der Zelle wieder in die einzelnen Fasern auflöste, die ihrerseits sich nun an die Schale anhefteten. Der faserige Teil würde dabei die Mantelepithelzelle darstellen; er enthält stets den ovalen Kern. Wie oben gezeigt wurde, findet eine solche Verschmelzung von Muskel und Epithelzelle bei *Anodonta* nicht statt, sondern die Muskelfasern dringen in die Epithelzellen ein, die sich gegen das Bindegewebe durch eine deutliche Basalmembran (Fig. 17 *bm*) abgrenzen;



Fig. 18.
Querschnitt durch den Mantel hinter der Mantellinie. Vergr. 245.

sobald die Fasern in die Zellen eingetreten sind, divergieren sie gegen das distale Ende zu.

Hinter der Mantellinie setzt sich das Mantelaußenepithel eine Strecke weit aus Cylinderzellen zusammen, die eine unregelmäßige Oberfläche aufweisen und deren Protoplasma in verschiedenartig sich kreuzenden Strängen dieselben anfüllt (Fig. 18 *aep*). Die ovalen Kerne liegen meist im distalen Teil der Zellen. Nach Rawitz sind bei *Unio* in der Außenfläche des Mantels Becherzellen vorhanden bis zu der Stelle, »an der die Falte in den eigentlichen Rand übergeht; von da ab fehlen sie«. Als eigentlichen Mantelrand bezeichnet man das Stück Mantel zwischen Schalenrand und Mantellinie (Fig. 1). Bei *Anodonta* fehlen die Schleimzellen auch noch in dem direkt hinter der Mantellinie gelegenen höheren Mantelaußenepithel (Fig. 18 *aep*) und treten erst in dem niedrigen Mantelepithel auf, das auf dieses folgt und nun die ganze übrige Außenfläche des Mantels bedeckt.

b. Schalenbildung.

Die wichtige Rolle, welche das Mantelepithel bei der Schalenbildung spielt, macht es nötig, auf diese hier einzugehen, wenn auch in der Hauptsache auf die erst kürzlich veröffentlichte Untersuchung von Rassbach verwiesen werden kann. Nach der heute herrschenden Secretionstheorie werden alle Teile der Schale von Epithelien des Mantels gebildet. Moynier de Villepoix ist der Ansicht, daß den drei Schichten der Schale, dem Periostracum, der Prismen- und der Perlmutterschicht, auch drei verschiedene Epithelregionen am Mantelrande entsprechen. So entstehe das Periostracum durch die Zellen des »feuillet branchial« und erhalte seine Verstärkungsschichten durch das Epithel der Innenfläche des »feuillet conchylien«. Die Perlmutterschichten würden durch die Secretion der Zellen »de l'épithélium des flancs« gebildet, während man die Entstehung der Prismenschicht dem Epithel der Außenfläche des »feuillet conchylien« zuschreiben müsse. Beim normalen Wachstum werden sich die verschiedenen Schichten in der angegebenen Weise allerdings bilden, wenn man auch nicht genau die Grenzen angeben kann, bis wohin nur Prismen gebildet werden, und wo die Abscheidung von Perlmuttersubstanz beginnt, »ebensowenig wie wir in der Schale die drei entsprechenden Schichten streng voneinander getrennt vorfanden, sondern im Gegenteil alle möglichen Übergänge feststellen konnten« (Rassbach). Aus Regenerationsversuchen, die von Rubbel an *Margaritana* und von Rassbach an *Anodonta* ausgeführt wurden, geht hervor, daß das gesamte Außenepithel

des Mantels imstande ist, die verschiedenen Schalenschichten zu produzieren. Das geht auch schon aus dem Vorhandensein und Bau der »Ölflecken« HESSLINGS hervor; es sind gelbe Flecken auf der Innenseite der Schale. Wie beim normalen Wachstum der Schale immer zuerst das Periostracum gebildet wird und dann erst Prismen- und Perlmutterschicht, so findet man auch bei jungen Regeneraten nur erst eine Periostracumlamelle, an der vielleicht schon die Anfänge von Prismenbildung zu erkennen sind. An älteren Regeneraten tritt dann auch die Prismenschicht deutlich zutage, und an noch älteren beginnt bereits die Ablagerung von Perlmutterlamellen. Stets findet man also zuerst Periostracumsubstanz angelegt, »da sie einzig für die kalkigen Bestandteile der Schale einen sicheren Schutz gegen die zerstörenden Einflüsse kalkarmer Gewässer bietet« (RASSBACH). Deshalb werden auch die Teile der Schale, die von Periostracum entblößt sind, vom Wasser angegriffen und ihres Kalkes an den offenen Stellen beraubt. Unter diesen äußerlich sichtbaren Stellen findet man nun auf der Innenseite der Schale die »Ölflecken«. Das darunterliegende Mantelaußenepithel hat zum Schutz eine Periostracumlamelle abgeschieden, die mit der gewöhnlichen Bildungsstätte von Periostracumsubstanz am Mantelrand nicht in Verbindung steht. An diese Lamelle lagert sich eine Prismenschicht an, die auch nicht von dem hohen Cylinderepithel des Mantelrandaußenepithels gebildet ist, sondern von demselben Mantelepithel, das zuerst die Periostracumlamelle abgeschieden hatte. Tritt dann noch eine Schicht Perlmutter hinzu, so hat man die »braunen Schichten« TULLBERGS vor sich. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß zwar normalerweise die Ansicht von MOYNIER DE VILLEPOIX zu Recht besteht und man den drei Schalenschichten entsprechend drei Regionen am Mantelrand für die Bildung dieser Schichten verantwortlich machen kann, daß aber jede Stelle des Mantelaußenepithels fähig ist, gegebenenfalls alle Schichten in der gewöhnlichen Aufeinanderfolge zu produzieren. MOYNIER DE VILLEPOIX unterscheidet dann noch bei *Mytilus* chitinogene und calcigene Zellen, die nicht nur in ihrem Aussehen, sondern auch in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe verschieden sein sollen. Bei *Anodonta* ließen sich derartige Unterschiede nicht beobachten, ebensowenig wie RASSBACH »eine Umwandlung des Inhalts der unter den Regeneraten liegenden Epithelzellen« feststellen konnte.

Wo Weichkörper und Schale zusammenhängen, findet, wie es RAWITZ für die Bildung des Periostracums annimmt und oben ausgeführt wurde, nach TULLBERG eine chemische Umwandlung der

distalen Zellabschnitte in Schalensubstanz statt. Durch diese Umwandlung wird besser als durch Secretion eine festere Verbindung von Tier und Schale garantiert. Dies würde zutreffen für die Muskelhaftstellen und das Periostracum. Für dessen Dickenwachstum und die Bildung der Perlmutterschichten muß man mit STEMPELL annehmen, daß »mehr oder weniger bestimmt geformte, aber noch ganz weiche Membranen, wie man sie oft an der Innenseite frischer Schalen findet, vom Epithel abgestoßen werden, daß aber außerdem noch flüssige Secretprodukte entstehen, die in den Zwischenräumen jener Membranen erstarren und zusammen mit ihnen die einheitliche Schale aufbauen«. Die Prismenschicht entsteht dagegen wohl durch rein mechanische Kristallisation, wie man aus ihrem sphäro-kristallinischen Aufbau schließen darf.

6. Die dorsale Mantelrinne.

Vor dem Analsipho (Fig. 2 *as*) sind, wie schon eingangs erwähnt, der rechte und linke Mantelrand auf eine Strecke verwachsen, wobei sie eine Vertiefung, die dorsale Mantelrinne (Fig. 2 u. 3 *dmr*) bilden. Aus Fig. 3 ersieht man, daß die beiderseitigen Innenfalten verschwunden und die Mittelfalten miteinander verwachsen sind. Das Epithel der Rinne wird von Cylinderzellen gebildet, die Pigment enthalten und mit Flimmern versehen sind. In der Zeichnung sind diese wegen der geringen Vergrößerung weggelassen. Zwischen den Cylinderzellen kommen noch vereinzelt Sinneszellen und Schleimzellen vor, letztere sowohl epithelial wie subepithelial. Das Außenepithel der Mittelfalte (*mf*) bildet auch hier die Epicuticula (*ep*), die durch die Außenfalte (*af*) verstärkt wird, welche denselben Bau wie am freien Mantelrand zeigt.

7. Der dorsale Mantelschlitz.

Auf einem Querschnitt durch den dorsalen Mantelschlitz (Fig. 4) erkennt man wieder auf beiden Seiten die drei Falten des freien Mantelrandes (Fig. 1), die aber hier nicht so deutlich gegeneinander abgesetzt sind. Die Innenfalten stoßen ventralwärts zusammen unter Bildung eines tiefen Schlitzes (*dms*). Das auskleidende Epithel trägt Flimmern und ist im dorsalen Teil mit Pigment versehen. Die Innenfalte und die Innenseite der Mittelfalte weisen Sinneszellen in größerer Zahl auf, die im ventralen Teil nach und nach verschwinden. Ebenso finden sich im dorsalen Teil zahlreiche Schleimzellen, die in dem niedrigen Epithel, das den ventralen Teil auskleidet, nur aus epithelialen Schleimzellen bestehen, während im dorsalen Teil vorwiegend subepitheliale

vorkommen. Das niedrige Epithel des ventralen Teiles wird von kubischen Zellen gebildet, die an manchen Stellen derart flach sind, daß der runde Kern die ganze Höhe der Zelle einnimmt; das Protoplasma ist feinkörnig. Dieses Epithel setzt sich fort in den Kanal (Fig. 3 *ca*), der vom Grund des dorsalen Mantelschlitzes über dem Enddarm (*dep*) herläuft und zur Cloake führt. Der rudimentäre Charakter des Kanales zeigt sich daran, daß nicht alle Zellen seines Epithels mit Flimmern ausgerüstet sind.

8. Die Mantelnaht.

Das Epithel der Mantelnaht hat, wie aus den Fig. 5 und 6 zu ersehen ist, nicht überall dasselbe Aussehen. Fig. 5 ist ein Querschnitt durch die Mantelnaht unter dem Ligament; er zeigt, daß das Epithel von hohen Cylinderzellen gebildet wird (Fig. 5, Fig. 19 *lep*), die dem



Fig. 19.

Hohes Epithel unter dem Ligament mit Schleimzelle (*cs*) und Wanderzellen (*wz*). Vergr. 930.

hohen Epithel der Außenfalten des Mantelrandes entsprechen. Ein Unterschied besteht jedoch darin, daß im Ligamentepithel (*lep*) im Gegensatz zu dem der Außenfalte epitheliale Schleimzellen vorkommen. Das Protoplasma der Cylinderzellen ist grobkörnig und nimmt Plasmafarbstoffe stark auf. Distal macht sich dem secretorischen Charakter der Zellen gemäß oft eine Andeutung wabiger Struktur bemerkbar. Nach F. Müller wird das Epithel der Mantelnaht von Muskelfasern

durchsetzt, durch die es fest mit der Innenseite des Ligamentes verwachsen ist, so daß es nach der Entfernung der Weichteile meist am Ligament haften bleibt. »Die Epithelzellen der Mantelnaht sind der zahlreichen, zwischen ihnen hindurchgehenden Fasern wegen oft schwer zu erkennen.« Von Muskelfasern im Epithel habe ich, ebenso wie Rassbach, bei *Anodonta cellensis* nichts auffinden können. Ebenso ließ sich die Mantelnaht stets leicht vom Ligament loslösen, ohne daß das Epithel irgendwie dabei geschädigt worden wäre, und die einzelnen Epithelzellen waren trotz ihrer Höhe und geringen Breite deutlich zu erkennen.

Auf dieses Cylinderepithel folgt ventral auf beiden Seiten ein ganz anders geartetes Epithel, das den Nymphenleisten oder Schloßbandwällen anliegt (Fig. 5 *nyep*, Fig. 20). Nach F. Müller verschwin-

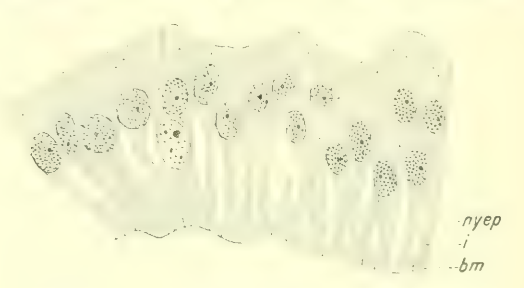


Fig. 20.
Epithel unter den Nymphenleisten. Vergr. 930.

den dort, wo das Ligament in die Zahnleiste übergeht, die Epithelzellen an den betreffenden Mantelstellen vollständig und werden durch lange, wellig verlaufende Muskelfasern mit länglichen Kernen ersetzt, die mit gelockerten Fasern des Ligamentrandes zusammenhängen. Diese Fasern haben dabei nicht die gleiche Länge, sondern sie geben in ihrer Gesamtheit das Bild eines ungleichseitigen Dreiecks. Sie sind am längsten am Beginn der Zahnleiste und werden nach der Mantelnaht hin allmählich kürzer; die kleinsten zeigen keine Kerne mehr. Die Fasern sind nur die Enden von Muskelfasern, deren übriger Teil im subepithelialen Muskelgewebe liegt. — Auch nach Moynier de Villepoix fehlen hier Epithelzellen. Sie sind durch Elemente »d'aspect fibrillaire« mit einem »noyau fusiforme« ersetzt. Ihre Muskelnatur gilt ihm zwar als erwiesen, dennoch geht er nicht so weit wie F. Müller, daraus wirkliche Muskelfasern zu machen, sondern er glaubt darin myo-epitheliale Zellen sehen zu müssen. — Wie Fig. 5 zeigt, ist unter den Nymphenleisten in Wirklichkeit ein Epithel vorhanden, nur setzt

es sich aus schmalen Zellen zusammen, die Intercellularräume (Fig. 20 *i*) zwischen sich erkennen lassen. Das körnige Protoplasma enthält vereinzelt gröbere Körner. Der runde Kern liegt nahezu in der Mitte der Zelle und fällt sofort durch sein Aussehen vor den Kernen des oben beschriebenen Ligamentepithels auf, da er kleiner und chromatinreicher ist. Das Epithel der Nymphenleisten vermittelt zwar den Übergang von dem hohen Ligamentepithel (Fig. 5 *lep*) zu dem Mantelaußenepithel (*aep*), doch ist der Unterschied in der Höhe der Endglieder des Epithels (*nyep*) nicht derartig, daß man von einer Dreiecksgestalt, wie F. Müller es tut, sprechen könnte. Auch ist in jeder Zelle ein Kern zu beobachten, dagegen niemals ein Eindringen von Muskeln ins Epithel. — Nach Rassbach ist diese eigentümliche Form des Epithels nicht auf den Teil der Mantelnaht unter den Nymphenleisten beschränkt; er beobachtete es an jungen Tieren, die mit Schale geschnitten waren, am gesamten Ligamentepithel (vgl. seine Fig. 46). Nach ihm ist der besondere Habitus nicht natürlich, sondern ein Kunstprodukt: »Infolge der Konservierung kontrahiert sich das Tier innerhalb der Schalenklappen sehr stark nach den Stellen zu, an denen es durch die beiden Schließmuskeln fest mit den Schalen verbunden ist. Da nun das Mantelnahtepithel infolge des Zusammenhanges mit dem inneren Ligamentband der Kontraktion nicht folgen kann, werden die Epithelzellen besonders in ihrem mittleren Teil lang gestreckt, wodurch zwischen ihnen die Intercellularräume entstehen dürften«. Die Fig. 5 und 20 wurden nach Präparaten angefertigt, die von Tieren stammten, die vor der Loslösung des Weichkörpers narkotisiert worden waren. Auf diese Weise wurde jegliche Kontraktion der Muskeln ausgeschaltet. Wurde dann die Schale geöffnet, so hing die Mantelnaht nur an den Nymphenleisten der Schale an, und in den Präparaten zeigt sich auch nur hier das besonders gestaltete Epithel, das sich, wie erwähnt, auch schon durch seine Kerne von den Nachbarepithelien unterscheidet. Der Unterschied in der Form und der Struktur der Kerne läßt sich kaum auf Muskelkontraktion zurückführen. Vielleicht ist das Epithel der Nymphenleisten als eine Art Haftepithel anzusprechen, das den Weichkörper an dieser Stelle an der Schale befestigt, um einen ruhigen Verlauf der Bildung des Ligamentes zu garantieren.

Hierfür würde auch sprechen, daß man das lockere Epithel eben nur an den Nymphenleisten findet. Fig. 6 ist ein Querschnitt durch die Mantelnaht vor dem Ligament und zeigt, wie das hohe Nahtepithel (*nep*) direkt in das äußere Mantelepithel (*aep*) übergeht. Hier setzt

sich das Mantelnahtepithel aus etwas niedrigeren Cylinderzellen zusammen als das Ligamentepithel und enthält außer epithelialen auch noch subepitheliale Schleimzellen (Fig. 6 *es*, *ss*).

II. Der Fuß.

A. Allgemeine Morphologie und Histologie.

Ventral setzt sich der Rumpf in den als Bewegungsorgan dienenden Fuß fort. Er ist wie bei den meisten Muscheln seitlich zusammengedrückt und hat beilförmige Gestalt, weshalb die Lamellibranchiaten auch als Pelecypoda bezeichnet werden. Dorsalwärts geht der Fuß in den Eingeweidesack über, welchem ventral die Muskelhaube aufsitzt. Letztere ist bei eingezogenem Fuß vor allen Dingen an der Kontraktion beteiligt und hebt sich infolgedessen als dickere Masse von dunklerer Färbung von dem Eingeweidesack ab. Ist der Fuß geschwellt, so zeigt er eine gleichmäßige hellgelbe Färbung, die nicht von besonderem Pigment herrührt. Der Eingeweidesack enthält den Darm und die Geschlechtsorgane. Der Fuß ist durch verschiedene Muskelsysteme, die an der Schale inserieren, in der Mantelhöhle aufgehängt, und man kann in der Hauptsache deren vier unterscheiden, die sämtlich paarig sind. Der »Retractor pedis posterior« inseriert hinter dem dorsalen Mantelschlitz dicht vor dem »Adductor posterior« neben der dorsalen Mantelrinne. In der Mitte zwischen der Ansatzstelle an der Schale und dem Eintritt in den Fuß verwächst der »Retractor posterior« der rechten Seite mit dem der linken auf eine kurze Strecke. Beide trennen sich dann wieder und lösen sich im hinteren dorsalen Teil des Fußes in Faserbündel auf, die in gewissem Abstand unter dem Epithel verlaufend eine Muskelplatte bilden. — Der »Retractor pedis anterior« beginnt hinter dem »Adductor anterior«; bevor er in den Fuß eintritt, verwachsen seine beiden Teile ebenfalls, trennen sich aber nicht wieder, sondern schicken ihre Fasern gemeinsam in dichter Lage unter das Epithel des vorderen Teiles des Fußes. — Der »Protractor pedis« inseriert ventral hinter dem »Adductor anterior« und versorgt die vorderen Seitenflächen des Fußes. — Der »Levator pedis« setzt sich vor dem Umbo jederseits nahe der Mantelnaht an der Schale an; er ist der schwächste der Fußmuskeln und bedient den vorderen dorsalen Teil des Fußes. — Während diese Hauptmuskeln unter dem Epithel in dichter Lage herziehen, finden sich noch, besonders in der Muskelhaube, Längs- und Quermuskeln.

Damit die Muschel den Fuß als Bewegungsorgan benutzen kann,

muß er, wie FLEISCHMANN es nennt, Biegungsfestigkeit besitzen. Diese wird dadurch gewonnen, daß sich Blut aus andern Teilen des Körpers, speziell dem Mantel, in großer Menge in dem Schwellgewebe des Fußes ansammelt »und auf diese Weise die Turgescens dieses muskulösen Gebildes bedingt und erhält«. Dabei halten sich Elastizität der Muskulatur und die Spannung der Blutflüssigkeit das Gleichgewicht. Ist der Druck der Flüssigkeit größer, so tritt Schwellung des Fußes ein, und hat umgekehrt die Muskulatur die Oberhand, wie beim gewöhnlichen Schließen der Schalen, so fließt das Blut wieder in den Körper ab. Versorgt wird der Fuß durch die »Arteria pedalis«. In der Muskelhaube findet sich das Schwellgewebe mit wahren Lacunen im Sinne KOLLMANNS, in denen der Übergang des Blutes aus den Arterien in die Venen vor sich geht. — Das Bindegewebe des Fußes ist ähnlich wie im Mantel gerüstförmig angeordnet; LANGERsche Blasen kommen jedoch nur im Eingeweidesack vor. — An nervösen Elementen finden sich das Pedalganglion und die Cerebropedalcommissur, welche die im Eingeweidesack gelegene Otocyste, das Balanceorgan der Muschel, innerviert. Diese wird auf jeder Seite des Fußes als Ectodermeinstülpung angelegt, schnürt sich aber schon auf früher Entwicklungsstufe ab.

B. Das Epithel des Fußes.

1. Flimmer- und Sinneszellen; Intercellularräume.

Der ganze Fuß wird von einem einschichtigen Flimmerepithel bedeckt, das sich aus kubischen Zellen zusammensetzt. Die Wimpern erhalten sich bei der Konservierung im Gegensatz zu denen des Mantels gut und sind zahlreicher und kräftiger als jene. Der rundliche Kern zeigt neben feinkörnigem Chromatin einen deutlichen Nucleolus und liegt meist in der Mitte der Zelle. Das Protoplasma ist feinkörnig und füllt die Zelle gleichmäßig aus, da Pigment, wie es sich in verschiedenen Epithelien des Mantels vorfindet, hier vollkommen fehlt. — Wie im Epithel des Mantelrandes und der Innenfläche des Mantels trifft man auch im Fußepithel zwischen den Deckzellen Sinneszellen. Sie finden sich hier in geringerer Anzahl als im Mantelepithel, und dieser Befund deckt sich mit einer Angabe FLEMMINGS: »Schon spärlicher trifft man sie . . . in der Umgebung der Cloake, am vorderen Teil des Mantelrandes, auf den Mundlappen, noch minder häufig am Fuß«. An der eigentlichen Sohle des Fußes scheinen sie zu fehlen, während sie an den Seitenflächen und an dem Vorder- und Hinterrand des Fußes in wechselnder Zahl vorgefunden wurden. Im übrigen zeigen sie denselben Bau wie die bereits oben aus dem Mantel beschriebenen Pinselzellen.

Nach SCHNEIDER sollen »Intercellularräume fast immer stark entwickelt« sein. Wie gleich ausgeführt werden soll, dürfte dies hier nicht zutreffen, da nichts derartiges beobachtet wurde. GEORGÉVITCH fand bei *Anodonta anatina* in Umwandlung begriffene Epithelzellen, von denen die einen »se déplacent, émigrent à vrai dire, vers l'intérieur du pied, tandis que d'autres le font en sens contraire, c'est-à-dire vers l'extérieur«. Die ersteren wandeln sich nach ihm in Drüsen um, während die andern durch ihre Auswanderung die Bildung von Intercellularräumen hervorrufen. Bei *Anodonta cellensis* wurde weder die eine noch die andre Art der Umwandlung beobachtet. Auf die Entstehung von Drüsen werde ich weiter unten noch zu sprechen kommen. Was die Bildung von Intercellularräumen anlangt, so geht man wohl kaum fehl, wenn man annimmt, daß es sich entweder um Epithelzellen handelt, die infolge schlechter Konservierung aus dem festen Verbande der andern herausgerissen wurden, oder daß eine Verwechslung mit Wanderzellen vorliegt. Gegen das Bindegewebe ist das Epithel auch hier durch eine Basalmembran abgegrenzt, die nach SCHIEMENZ den Muskeln als Insertionspunkt dient und bei den Gestaltsveränderungen der Zellen, hervorgerufen durch Schwellung oder Kontraktion des Fußes, deren Zusammenhalt aufrecht hält. Daher ist sie im basalen Teil des Fußes, der Muskelhaube, besonders gut entwickelt, während sie dorsal im Eingeweidesack, kaum hervortritt. Wird eine Muschel vor der Konservierung nicht betäubt, so kontrahiert sich infolge der Einwirkung der Reagenzien der Fuß sehr stark. Dadurch erfahren die Epithelzellen einen starken Seitendruck; sie werden schmäler und höher, und die Basalmembran muß sich falten. Auf diese Weise werden zwischen den Zellen Spalten oder Intercellulargänge vorgetäuscht. Bei genauer Beobachtung stellt es sich jedoch heraus, daß man es hier nicht mit echten Intercellulargängen zu tun hat, da sie nicht nach außen münden, sondern nur höchstens bis zu zwei Drittel der Zellhöhe reichen. Diese angeblichen Intercellularräume spielten seinerzeit mit eine große Rolle in dem Streit über eine Wasseraufnahme der Mollusken. Im folgenden soll daher kurz auf diese eingegangen werden; im übrigen sei auf die zusammenfassenden Arbeiten von CARRIÈRE und FLEISCHMANN verwiesen.

2. Wasseraufnahme.

Wird eine Muschel, die ruhig mit ausgestrecktem Fuß im Schlamm herumkriecht, plötzlich aus dem Wasser herausgenommen, so versucht sie schnell ihre Schalen zu schließen. Da sich aber der Fuß nicht in

demselben Grade kontrahieren kann, so wird ein Teil von ihm zwischen den Schalenrändern eingeklemmt. Nun kann man häufig bemerken, daß dabei Wasserstrahlen von verschiedener Stärke und Anzahl an den verschiedensten Stellen der Fußkante hervorspritzen. Man erklärte sich dies so, daß die Muschel zur Volumvergrößerung ihres Fußes zwecks Fortbewegung Wasser in sich aufnehme und dieses bei der Kontraktion wieder abgebe. Über die Art und Weise dieses Vorganges und über den Weg, auf dem das Wasser aufgenommen und dann wieder abgegeben werden sollte, wurden im Laufe der Zeit die verschiedensten Ansichten geäußert.

Zuerst nahm man ein gesondertes Wassergefäßsystem an, das durch das Bojanussche Organ oder auch durch eine Öffnung in der Mitte des Fußes mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stände. Als sich dies aber bald als eine Verwechslung mit dem Venensystem herausstellte, mußte man nach einer andern Erklärung suchen und nahm jetzt eine direkte Wasseraufnahme ins Blut an; und zwar kann man zwei Gruppen von Forschern unterscheiden, von denen die eine für eine Wasseraufnahme durch die Niere, die andre für eine solche durch Öffnungen in der Fußkante eintrat. Während Leuckart und einige andre das Einströmen von Wasser nicht direkt beobachteten, fand Leydig bei Embryonen von *Cyclas* zwischen den Wimperzellen des Fußes helle Kanäle (Pori aquiferi), die in das Lückennetz zwischen der Fußmuskulatur führten. Nach der Ansicht von Jhering hat Leydig diese Kanäle mit Becherzellen oder Ausführungsgängen von in das Bindegewebe versenkten Drüsenzellen verwechselt; indessen bestätigt Hanitsch die Leydigschen Beobachtungen, und zwar befinden sich nach ihm diese Spalten in der Spitze des Fußes oft so zahlreich, »daß Zelle mit Spalte abwechselt . . . Nach dem oberen Teile des Fußes hin nehmen die Spalten an Zahl ab und verschwinden in dem mit einer Cuticula versehenen Epithel fast vollständig«. Wie schon oben auseinandergesetzt wurde, erklärt sich dies eben durch die Faltung der Basalmembran, die in der Muskelhaube naturgemäß bedeutend stärker ist als im Eingeweidesack; daher kommt dann auch der Unterschied, den Hanitsch zwischen Spitze und oberem Teil des Fußes feststellt.

Während Leydig noch von vielen kleinen Porenkanälen sprach, beschreiben spätere Autoren nur einzelne mehr oder weniger große Öffnungen, durch die sie das Blutgefäßsystem injizieren zu können glaubten. So verlegte Agassiz auf Grund seiner Injektionen die Öffnung nach außen in die Mitte des Fußes und glaubte experimentell eine Wasser-

aufnahme beweisen zu können aus dem Umstande, daß die Wasserhöhe eines graduierten Gefäßes dieselbe blieb, wenn eine vorher geschlossene *Natica* ihren Fuß darin aus der Schale herausstreckte. Anderseits läßt sich das jedoch dadurch erklären, daß die Schwellung des Fußes durch Blutzufuhr aus andern Körperteilen geschieht, so daß das durch die Muschel verdrängte Volumen dasselbe bleibt. KOLLMANN, GRIESBACH und andre lassen Wasser durch Öffnungen des Fußes aus- und eintreten, über deren Zahl und Größe sie die verschiedensten Angaben machen. Während bei *Anodonta* KOLLMANN sechs bis acht solcher Öffnungen beschreibt, findet GRIESBACH nur deren drei, welche einen, zwei und drei Millimeter groß sind. Auch soll das Wasser nie aus allen Öffnungen zugleich herausspritzen, sondern bald aus der einen bald aus der andern; nach HANITSCH treten jedoch die Wasserstrahlen besonders am Hinterrande des Fußes auf. Allen diesen scheinbar positiven Angaben für eine Wasseraufnahme traten eine ganze Reihe Forscher wie CARRIÈRE, BARROIS, CATTIE, FLEISCHMANN, SCHIEMENZ und andre entgegen, die auf Grund von Schnittserien und aus theoretisch-physikalischen Gründen eine direkte Aufnahme von Wasser ins Blut für unmöglich erklärten.

Gegen den Einwand, daß die Öffnungen mit Ausführungsgängen von Byssus- und Schleimdrüsen verwechselt worden seien, bemerkt KOLLMANN, daß Drüsenausführgänge und Pori aquiferi existierten und gemeinsam an der Oberfläche mündeten. Ähnlich beschreibt HANITSCH bei *Cyclas* Komplexdrüsen, deren Ausführungsgänge zugleich als Verbindungskanäle des Lacunensystems mit dem umgebenden Wasser wirken sollen, und glaubt dieselben Verhältnisse für *Anodonta* annehmen zu können, obwohl er eine »Verbindung der Drüsenausführgänge mit den Spalten im Epithel nicht genauer verfolgen« konnte. Wie weiter unten näher ausgeführt werden soll, kommen bei *Anodonta* solche Komplexdrüsen nicht vor. Die Spalten im Epithel sind eben die Ausmündungsstellen der subepithelialen Schleimzellen, die man bei schiefgeführtem Schnitt nicht vollständig trifft, die aber ebenso wie die Byssusdrüsen der Byssusmuscheln (vgl. SEYDEL) nach innen allseitig geschlossen sind. — Bei Nachprüfung der GRIESBACHschen Selbstinjektionen fand FLEISCHMANN im Gegensatz zu dessen Resultaten Mantel und Kiemen stärker gefärbt als den Fuß, und GEORGÉVITCH fand überhaupt keine Farbe im Innern des Fußes. Aber selbst wenn Pori vorhanden wären, so könnten sie nicht zur Wasseraufnahme dienen, da sie sowohl beim ausgestreckten wie eingezogenem Fuß durch die Muskeln geschlossen sein würden. GRIESBACH selbst gibt an, daß durch

Zurückziehen des Fußes die Öffnungen vollständig unkenntlich gemacht würden und nicht mehr aufzufinden seien, während er andernorts eine permanente Wasseraufnahme annimmt. Andre machten darauf aufmerksam, daß wegen der Kleinheit der Öffnungen und ohne geeignete Saug- und Verschlußvorrichtungen eine größere Aufnahme von Wasser, wie sie zur Schwellung des Fußes nötig wäre, in so kurzer Zeit nicht möglich sei, und sind der Ansicht, daß eben die Schwellung des Fußes durch im Körper vorhandenes Blut bedingt werde.

Nach FLEISCHMANN verlaufen Lacunen gegen die Schneide des Fußes hin, oft direkt unter der Basalmembran her; durch die beim Härten entstehenden Diffusionsströme kann an diesen Stellen der Verband der Epithelzellen gelockert werden, so daß die Lacune mit der Umgebung in Verbindung zu stehen scheint. Außerdem kann die Lockerung auch schon im Leben eintreten dadurch, daß das Blut in dem zwischen die beiden Schalenränder eingeklemmten Fuß dem Druck der sich kontrahierenden Muskeln entgegenwirkt und an diesen dünnen Stellen Zerreißungen hervorruft, wodurch dann die im Innern eingepreßte Flüssigkeit in einem oder mehreren Strahlen hervorspritzt. Daß die ausgespritzte Flüssigkeit Blut sei, wurde daraus geschlossen, daß man darin Blutkörperchen fand. Es ist jedoch kaum anzunehmen, daß jeder ausgepreßte Strahl Blutflüssigkeit ist, da sonst das Tier bald an Blutmangel zugrunde gehen müßte. Außerdem ist die Anzahl der in der aufgefangenen Flüssigkeit enthaltenen festen Bestandteile verschwindend klein, so daß man schon daraus schließen muß, daß die Flüssigkeit zum größten Teil etwas andres ist als Blut und zwar Wasser. Dieses kommt aber nicht aus dem Innern des Körpers, sondern aus der Mantelhöhle. Um zu beweisen, daß am Auftreten der Strahlen nur das Zusammenpressen der Schalen schuld ist, sperrte man zwischen die Schalen einer *Anodonta*, die ihren Fuß ausgestreckt hatte, einen Holzkeil. Beim Einziehen des Fußes entstanden dann keine Strahlen; aber nicht etwa wie man meinte, weil jetzt der Fuß nicht durch die Schalen abgeklemmt wurde und infolge des durch die Muskelkontraktionen in seinem Innern auftretenden Überdruckes Zerreißungen stattfänden, sondern der Grund ist ein andrer. Wird der Fuß eingezogen, so kräuselt sich seine Oberfläche, und es entstehen an der Sohle Rinnen, die sich an der Seitenfläche in die Höhe ziehen und schließlich verstreichen. Wird nun die Schale an den Fuß angepreßt, und zieht sich der Körper weiter in die Mantelhöhle zurück, wobei namentlich auch das aus dem Fuß in das Schwellgewebe des Mantels zurückfließende Blut wirkt, so wird das in der Mantelhöhle befindliche Wasser durch die an der Außen-

fläche des Fußes auftretenden Rinnen nach außen gepreßt und ruft so die Wasserstrahlen hervor.

3. Schleimzellen.

Im folgenden sollen die Schleimzellen des Fußes behandelt und im Zusammenhang damit auf den Vorgang ihrer secernierenden Tätigkeit näher eingegangen werden. Wie im Mantel kann man auch hier im Epithel des Fußes zwischen epithelialen und subepithelialen Schleimzellen unterscheiden, wenn auch Übergänge zwischen beiden vorkommenden Typen ihre nahe Verwandtschaft erkennen lassen. Die epithelialen Schleimzellen werden, wie bereits oben kurz erwähnt, in der Literatur gewöhnlich als »Becherzellen« bezeichnet. Dieser Name stammt von F. E. SCHULZE, der mit ihm die von LEYDIG als »Schleimzellen« bezeichneten Zellen im Epithel der Wirbeltiere wegen der Unkenntnis der chemischen Natur ihres Inhaltes nach ihrer Becherform benannte. Da diese sich aber bei *Anodonta* nicht findet, auch der Vorgang der Secretbildung, wie gezeigt werden wird, ein andrer wie bei den Wirbeltieren ist, so dürfte es gerechtfertigt erscheinen, wenn in diesen Ausführungen die Bezeichnung »Becherzellen« zugunsten der älteren aufgegeben wird. Auch der Name »Drüsenzellen« oder »Drüsen«, den man für die einzelligen, ins Bindegewebe eingesenkten Schleimzellen des Fußes und Mantels angewendet findet, wird besser geändert, da mit dieser Bezeichnung leicht die Vorstellung einer Mehrzelligkeit verknüpft wird, während man es hier bei *Anodonta* mit einzelligen Gebilden zu tun hat. Um zugleich ihre Verwandtschaft mit den epithelialen Schleimzellen auszudrücken, seien sie als subepitheliale Schleimzellen bezeichnet.

a. Epitheliale Schleimzellen.

Man trifft sie besonders in der Seitenfläche und der hinteren Kante des Fußes, während sie in der Muskelhaube und der vorderen Kante gegenüber den daselbst auftretenden subepithelialen Schleimzellen stark zurücktreten. Die epithelialen Schleimzellen sind im Fuße oft größer als im Mantel und daher zum Teil in das darunterliegende Bindegewebe eingebettet (Fig. 22 u. 25). Sie zeigen verschiedene Gestalt je nach dem Secretionsstadium, in dem sie sich gerade befinden, und dem Seitendruck, den sie bei ihrer Vergrößerung infolge der Secretbildung durch ihre Nachbarzellen erleiden. Sie sind daher entweder nahezu dreieckig (Fig. 26) oder länglich-oval (Fig. 23, 24) oder fast kreisrund (Fig. 22). Mitunter trifft man auch Bilder, wie sie Fig. 25 (*es*)

zeigt; zwei große Schleimzellen liegen beisammen, von denen eine etwas tiefer halb in das Bindegewebe verlagert ist. Der Kern der Schleimzellen ist kleiner als der der Deckzellen und von runder bis ovaler Gestalt. Verschiedentlich trifft man in der Literatur Angaben über eine gewisse Abhängigkeit zwischen dem Stadium der Secretion und der Lage und Gestalt des Kernes. So beobachtete RAWITZ bei *Ostrea*, daß der central gelegene Kern, »dessen Veränderungen während der Secretion augenfällige sind«, kleiner wurde und proximalwärts wanderte. Bei Wirbeltieren liegt nach STÖHR der rundlich ovale Kern quer am Grunde der Zelle und wird mit fortschreitender Secretion platter. Bei *Anodonta* ließ sich eine derartige konstante Wechselbeziehung nicht feststellen. Meist liegt allerdings der Kern basal, aber es wurden auch Secretbildungsstadien beobachtet, wo er direkt central lag (vgl. Fig. 8 aus dem Mantel); auch zeigt der Kern oft bei basaler Lage runde Gestalt. Auf die Struktur des Kernes wird bei Besprechung der einzelnen Secretbildungsstadien weiter unten näher eingegangen werden. Oft ragt der Zellinhalt pfropfartig aus der Schleimzelle heraus (Fig. 23).

Was den Vorgang der Secretbildung anlangt, so verläuft er bei *Anodonta* in andrer Weise als z. B. bei Wirbeltieren. Bei diesen wandelt sich im allgemeinen zuerst der periphere Zellabschnitt in eine homogene Substanz, das Secret, um, und diese Umwandlung schreitet basalwärts fort. Am Grunde der Zelle liegt calottenförmig unverändertes Protoplasma mit dem Kern, das sich scharf vom distalen secrethaltigen Teil der Becherzelle abgrenzt, den man als Theca bezeichnet. Im Gegensatz hierzu tritt bei *Anodonta* das Secret in Form kleiner Tropfen überall im Protoplasma auf, so daß man hier von einer Theca nicht sprechen kann.



Fig. 21.
Junge epitheliale Schleimzelle im Epithel des Fußes. Vergr. 930.

Fig. 21 gibt eine junge Schleimzelle wieder, die eben anfängt, Mucin zu bilden. Sie zeigt ganz die Form der benachbarten Deckzellen, nur daß ihr der Flimmerbesatz fehlt. Im Protoplasma bemerkt man Andeutungen von schaumiger Struktur, ein Zeichen, daß die Bildung von Secret begonnen hat. Besondere Mucinogengranula, »welche erst durch bestimmte Umwandlungen und starke Quellung das definitive, flüssig zähe Secret liefern sollen« (GURWITSCH), wurden hier nicht beobachtet. Der runde Kern liegt basal nahezu in der Mitte der Zelle und enthält ein deutliches Kernkörperchen und grobkörniges Chromatin; er ist kleiner als die Kerne der Nachbarzellen und färbt sich stärker

als diese. Während aber auf diesem Stadium noch keinerlei besonders hervortretende Struktur im Protoplasma zu erkennen ist, zeigt Fig. 22 das erste Auftreten eines polygonalen Maschenwerkes. Dieses kommt folgendermaßen zustande. Das Secret scheidet sich in kleinen Tröpfchen aus, die im Protoplasma liegen und dieses bei fortschreitender Secretion zu dünnen Strängen auseinander drängen, wobei die Secrettropfen durch gegenseitigen Druck polygonale Gestalt annehmen. Das Maschenwerk hebt sich auf diesem Stadium nur schwach bei Färbung mit basischen Anilinfarbstoffen hervor, da die Bildung von Mucin noch gering ist. Da der Secretionsvorgang von einer starken Volumzunahme des Zellinhaltes begleitet ist, dehnt sich die Schleimzelle aus und erhält so ihre typische ovale Form. Dabei drückt sie auf die benachbarten Epithelzellen, die dadurch gezwungen werden, sich in die Länge zu strecken, wobei auch ihr Kern lang und schmal wird, wie in den Figuren zu sehen ist. Der Kern der Schleimzelle (Fig. 22) zeigt scharf hervortretenden großen Nucleolus und nur wenig Chromatin.

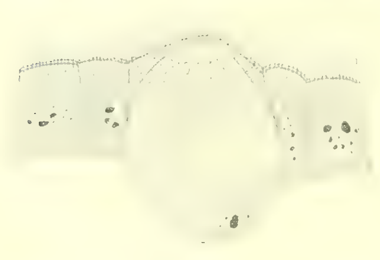


Fig. 22.

Große epitheliale Schleimzelle im Epithel des Fußes. Vergr. 930.

Weitere Stadien der Secretbildung sind Fig. 23 und Fig. 8. Hier treten die Stränge des polygonalen Netzes wegen ihrer intensiven Färbung besonders deutlich hervor, in Fig. 23 noch nicht so stark wie in Fig. 8, während sich die Maschen nur schwach tingiert haben. Dies hat folgenden Grund. Bei der Fixierung gerinnt das im abgeschiedenen Secrettropfen enthaltene Mucin größtenteils und schlägt sich auf den Protoplasmasträngen des Netzwerkes nieder. Bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin färben sich diese daher violett und der Inhalt der Maschen schwach blau, da er immer noch eine gewisse, wenn auch geringe Menge Mucin enthält. J. H. List hielt diese Stränge für reines Secret, das auch in der lebenden Schleimzelle in dieser Weise angeordnet sein sollte. Er nannte sie »Filarmasse« im Gegensatz zur »Interfilarmasse«, die aus Protoplasma bestehen sollte. Stöhr machte bald darauf aufmerksam, daß diese Bezeichnungen Verwechselungen herbeiführen



Fig. 23.

Schleimzelle mit aus dem Stoma hervorragendem Schleimpfropf. Vergr. 930.

müßten und man besser den von SCHIEFFERDECKER gewählten Namen »reticuläre Substanz« für das Maschenwerk beibehalten solle. Bekanntlich besteht das Protoplasma aus einem äußerst feinen Gerüst, der Filarmasse, und der dazwischen liegenden Interfilarmasse. Die Stränge des durch die Secretbildung in den Schleimzellen hervorgerufenen Netzwerkes bestehen nun, wie oben dargelegt wurde, aus Protoplasma; sie enthalten also sowohl Filar- wie Interfilarmasse. In fixiertem Zustand kommt nun noch durch die Gerinnung des Mucins dieses hinzu, welches das feine ursprüngliche Gerüst der Stränge überdeckt, so daß ein um vieles gröberes Netzwerk entsteht, das man, da es etwas andres darstellt, auch besser mit anderm Namen belegt. In Fig. 23 fehlt der Kern, da er auf dem Schnitt nicht getroffen war. Auf dem späteren Stadium, das Fig. 8 wiedergibt, liegt der Kern central; diese Lage ist zwar nicht die gewöhnliche, aber sie zeigt, daß der Kern nicht unbedingt basal liegen muß. Ein Nucleolus ist nicht zu beobachten, dagegen ist reichlich feinkörniges Chromatin vorhanden; der Kern färbt sich daher sehr stark.

Infolge der bei der Secretbildung stattfindenden Volumvergrößerung ragt der Zellinhalt zuweilen pfropfartig aus dem distalen Ende der Schleimzelle, dem Stoma, hervor. Um die Frage zu entscheiden, ob diese Öffnung stets wieder von neuem gebildet wird oder ständig vorhanden ist, warf RAWITZ Exemplare von *Lima* in ein Gemisch von Osmiumsäure, Eisessig, Glycerin, und destilliertem Wasser. Es war dann »nach einer Stunde das ganze Gewebe leer und nichts mehr erhalten als die Kapseln der Drüsen . . . In ihnen allen erkennt man die ovalen oder kreisrunden Stomata in der Cuticula, . . deren Vorhandensein aus dem am lebenden Tiere beobachteten Auspressen des Secretes erschlossen wurde und die somit sich nicht erst kurz vor der Ausstoßung des Secretes bilden«. Im Gegensatz hierzu steht die Angabe von J. H. LIST bei Wirbeltieren, nach der erst bei Beginn der Secretionstätigkeit die Wand der Becherzelle »an der der Oberfläche zugekehrten Seite ein rundliches, anfangs kaum bemerkbares Loch (Stoma) erhält, das sich mit der Zeit vergrößert«. Auch bei *Anodonta* konnte bei jungen Schleimzellen und solchen, die mit der Bereitung von Secret noch nicht lange begonnen haben, kein Stoma beobachtet werden, und es ist daher anzunehmen, daß es sich erst in einem späteren Stadium anlegt und wahrscheinlich einem Resorptionsprozeß seine Entstehung verdankt. Wie weiter unten gezeigt werden soll, geht aber die Schleimzelle im einschichtigen Epithel von *Anodonta* nach einmaliger Secretion nicht zu grunde, sondern regeneriert das Verlorene

wieder. Jetzt wird aber die Schleimzelle durch keine feste Cuticula wie vorher distalwärts abgeschlossen, sondern ist nun eine offene Zelle (Fig. 25 *ves*) geworden und braucht daher, da das Stoma schon vorhanden ist, kein neues zu bilden. Es ist daher der oben angeführte Versuch von Rawitz kein zwingender Beweis dafür, daß die Stomata ständig vorhanden seien.

Durch die Anreicherung von Secret in der Schleimzelle muß diese sich, wie schon erwähnt, ausdehnen und übt so auf die Nachbarzellen einen Druck aus, wodurch rückwirkend schließlich zusammen mit dem im Innern herrschenden Turgor eine Austreibung des Secretes erreicht wird. Wir treten damit in das Stadium der Excretion ein, das in Fig. 24 wiedergegeben ist. Hier ist der vollständige Zerfall in Secrettropfen eingetreten, die nun die ganze Zelle ausfüllen und durch das Stoma entleert werden. Der Kern ist oft durch die intensiv gefärbten Secrettropfen verdeckt. Wie im vorhergehenden letzten Stadium der Secretbildung läßt auch hier der Kern kein Kernkörperchen erkennen, sondern nur fein verteiltes Chromatin.

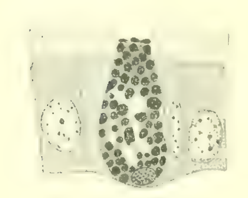


Fig. 24.
Schleimzelle im Stadium der Excretion. Vergr. 930.

Darüber ob die Schleimzelle nach Ausstoßung des Secretes abstirbt und durch andre ersetzt wird, oder ob sie das Verlorene wieder regeneriert, herrschen mehrere Ansichten in der Literatur. So sagt Stöhr: »Die meisten Drüsenzellen gehen beim Secretionsakte nicht zugrunde, sondern sind imstande, denselben Prozeß mehrfach zu wiederholen; ausgenommen Talgdrüsen . . . und Becherzellen«, und einer ähnlichen Meinung scheint J. H. List zu sein, wenn er sagt: »Daß sich die Becherzellen einmal in einem protoplasmatischen, ein andermal in einem schleimerfüllten Zustande befinden, bezweifle ich nach meiner Erfahrung.« Diese Resultate ergeben sich daraus, daß die Untersuchungen an mehrschichtigem Epithel angestellt wurden. Ihnen gegenüber steht eine Angabe über einschichtiges Epithel. Nach Untersuchungen an den eosinophilen Becherzellen aus den Tentakeln von *Ostrea* kommt Rawitz zu dem Ergebnis, daß die Becherzellen »keineswegs vergängliche Gebilde, sondern offenbar von langer Lebensdauer« sind. Er konnte jedoch nicht feststellen, »in welcher Weise die Restitution des Zellplasmas sich vollzieht und welche Rolle dem Kern dabei zufällt«. Auch bei *Anodonta* stirbt die Schleimzelle nach einmaliger Secretion nicht ab, sondern es bleibt während der Secretbildung um den Kern herum etwas Protoplasma zurück, von dem aus sich

die Zelle wieder regeneriert, so daß sie von neuem Mucin bilden kann. Fig. 25 (*res*) zeigt ein solches Regenerationsstadium. Das feinkörnige Protoplasma zieht sich von der Basis der Schleimzelle seitlich an der Wand in die Höhe, um schließlich die ganze Zelle wieder auszufüllen. Der Kern hat im Gegensatz zu den bisherigen Stadien eine auffallende Größe. Ein Nucleolus ist auch jetzt nicht zu beobachten, doch ist das feinkörnige Chromatinnetz geschwunden und an seine Stelle sind einige größere Chromatinbrocken getreten.

Faßt man die Ergebnisse noch einmal kurz zusammen, so findet man, daß sich zwar nicht die Lage des Kernes, sondern seine Struktur im Verlaufe der Secretion und Excretion als Ausdruck seiner Mitwirkung bei der Bereitung des Secretes typisch ändert. Zu Anfang zeigt der Kern einen scharf hervortretenden Nucleolus und ein grobes Chromatingerüst, das bei fortschreitender Secretionstätigkeit mehr und mehr zurücktritt. Am Ende der Secretion und im Stadium der Excretion ist vom Nucleolus nichts mehr zu sehen, dafür enthält der Kern jetzt ein feinkörniges Chromatingerüst, das durch seine dichte Lagerung die intensive Färbung des Kernes bewirkt. Nach Beendigung der Excretion erfährt der Kern eine starke Größenzunahme, und in seinem Innern liegen eine Anzahl größerer Chromatinbrocken von verschiedener Gestalt. — Diese Befunde ähneln den Resultaten, zu denen HERMANN bei seinen Untersuchungen über die Becherzellen im Mundepithel der Salamanderlarve kam. Er faßt sie in den Worten zusammen, »daß der Zellkern bei der Ausbildung des Secretes einer regressiven Metamorphose unterliegt, die aber nicht zum Tode des Zellindividuums führt, sondern nur aufzufassen ist als eine Phase cyclischer Vorgänge, welche sich an der Drüsenzelle bei der Secretion abspielen«.

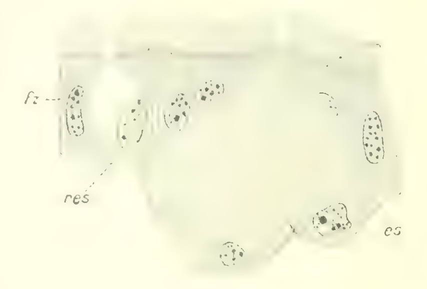


Fig. 25.
Fußepithel mit Schleimzellen (*es*). Regenerierende Schleimzelle (*res*). Vergr. 930.

Die Regeneration der Schleimzellen geht naturgemäß nicht ad infinitum weiter, sondern die Schleimzelle wird einmal erschöpft sein. Es muß dann für sie ein Ersatz geschaffen werden. Zwei Wege stehen dazu offen: Einmal können sich die Schleimzellen auf früher Entwicklungsstufe angelegt haben und sich dann als specifische Zellen weiter vermehren, oder sie könnten während der ganzen Lebensdauer einer

Muschel durch Umwandlung aus andern Zellen entstehen. Gegen die erstere Annahme spricht der Umstand, daß keine Teilungsstadien von Schleimzellen bekannt sind. Es fanden sich wohl einige Male Schleimzellen mit zwei Kernen, wie es Fig. 26 zeigt, aber niemals wurden Bilder beobachtet, die auf eine Vermehrung der Schleimzellen durch Teilung derselben hätten schließen lassen; außerdem liegt im Schnitt zwischen zwei Schleimzellen stets mindestens eine Deckzelle. — Was nun die zweite Annahme, eine Umwandlung andrer Zellen in Schleimzellen, anlangt, so ließ sich nirgends eine Entstehung aus Bindegewebszellen nachweisen; sie ist auch an und für sich schon durch die epitheliale Lage der Schleimzellen sehr unwahrscheinlich. Ebenso schreibt Rawitz: »Nur das konnte ich sicher erkennen, daß eine Umwandlung der Zellen der Bindesubstanz zu Becherzellen nicht statt hat«. Es bleibt somit als einzige Möglichkeit die Umwandlung von Epithelzellen in Schleimzellen. Schon Leydig sprach die Schleimzellen in der Haut von Fischen als abgeänderte Epithelzellen an, und in einer kürzlich erschienenen Arbeit konnte Techow gelegentlich seiner Regenerationsversuche an Gastropoden in den Regeneraten »im Epithel ein bläschenförmiges Gebilde feststellen, dessen Inhalt in Gestalt zarter Wolken deutlich die Farbreaktion des Schleimes zeigte und sich als modifizierte Epithelzelle zu erkennen gab, denn der zugehörige Kern ließ sich an der aufgetriebenen Zelle mit Sicherheit nachweisen«. Das Epithel hatte sich an den verletzten Stellen erst neu gebildet, und die in ihm auftretende Schleimzelle muß sich aus einer Epithelzelle herausgebildet haben. — Auch bei *Anodonta* ließen sich Anhaltspunkte für eine Umwandlung von Epithelzellen in Schleimzellen finden. So gibt Fig. 21 eine Zelle wieder, die noch ganz die Gestalt der umgebenden Deckzellen besitzt und sich durch den Mangel des Flimmerapparates auszeichnet. Der Kern liegt der Zellbasis an und ist im Vergleich zu denen der Nachbarzellen an Volumen kleiner als diese; auch besitzt er eine dichtere Struktur, so daß er Kernfarbstoffe bedeutend intensiver aufnimmt als die Nachbarkerne. Die Gestalt und Struktur des Kernes stimmt mit der einer jungen Schleimzelle überein. Ganz ähnlich sagt Paneth: »Im ganzen macht der Kern der Becherzellen gegenüber dem der Epithelzellen den Eindruck, als ob er geschrumpft und dichter wäre.« Ich möchte daher die in Fig. 21 wiedergegebene Zelle für eine aus einer gewöhnlichen Deckepithelzelle hervorgegangene junge Schleimzelle ansprechen.



Fig. 26.
Schleimzelle mit zwei Kernen. Vergr. 930.

b. Subepitheliale Schleimzellen.

Wie schon oben erwähnt wurde, treten die Schleimzellen in der Muskelhaube und der Vorderkante des Fußes in der Hauptsache subepithelial auf und zwar in solcher Anzahl und Mächtigkeit, daß sie Bindegewebe und Muskulatur zum Teil ganz verdrängen. Wie Fig. 27 (*ss*) erkennen läßt, sind es einzellige Gebilde, die flaschenförmig tief ins Bindegewebe hineinragen und von denen jede ihren eignen Ausführungsgang hat. Ähnlich wie bei den epithelialen Schleimzellen ist ihr ganzer Habitus je nach dem Stadium der Secretion verschieden. In der Figur sind die Schleimzellen nicht sämtlich in ihrer ganzen Länge getroffen; dies kommt daher, daß sie nicht in einer Ebene liegen, sondern meist einen etwas gewundenen Verlauf nehmen. Hanitsch will bei *Anodonta* Komplexdrüsen gesehen haben, die nach ihm mit einem gemeinsamen Ausführungsgang münden, der zugleich mit dem Lacunensystem in Verbindung steht und sich gabeln kann. Es ist jedoch nicht verständlich, wie durch einen solchen Kanal einmal Secret nach außen, ein andres Mal Wasser nach innen gelangen soll, ohne daß geeignete Saug- und Verschlußvorrichtungen vorhanden sind. Georgévitch wendet sich daher mit Recht gegen diese Angabe und hält auch eine Gabelung der Ausführungsgänge für einen



Fig. 27.

Übersichtsbild aus dem Fuß mit Flimmerepithel (*fz*) und tief ins Bindegewebe hineinragenden subepithelialen Schleimzellen (*ss*). Vergr. 165.

Irrtum, »nous pensons que ce sont plutôt les entrecroisements des conduits des autres glandes du voisinage«. Diese Erklärung trifft wahrscheinlich das Richtige, denn es ist sehr leicht möglich, sich durch solch angebliche Gabelung täuschen zu lassen. Da die subepithelialen Schleimzellen infolge ihrer großen Zahl an manchen Stellen und ihrer Ausdehnung oft eng aneinanderliegen (vgl. die Figur), dabei im Schnitt nicht ganz getroffen werden, können sowohl Schleimzellen mit doppeltem Ausführungsgang vorgetäuscht werden wie auch mehrzellige Drüsen mit einem gemeinsamen Ausführungsgang, der sich dann auch weiter ins Innere fortsetzt. So ist es zu erklären, wenn HANITSCH und GEORGÉVITCH im Fuß von *Anodonta* mehrzellige Drüsen gesehen haben wollen. Letzterer unterscheidet dabei vier »glandes mucipares . . . de différentes espèces«. Es liegen 1) »glandes solitaires« zwischen den Epithelzellen und sind schwer von ihnen zu unterscheiden und 2) ebenfalls »glandes solitaires« mehr nach dem Innern zu, die einen längeren und schmäleren Ausführungsgang besitzen. Sie bilden den Übergang zu 3) den »glandes composées«, die sich aus einer kleinen Zahl von Drüsenzellen zusammensetzen, die denselben Bau wie die vorigen haben. Treten nun mehrere der »glandes composées« zusammen, so entstehen 4) die »glandes complexes«, die viel weiter in das Innere des Fußes hineinragen.

Vergleicht man diese vier Gruppen mit den von mir beobachteten Arten von Schleimzellen, so kommt man zu folgendem Ergebnis: Die »glandes solitaires« der ersten Gruppe sind die oben beschriebenen epithelialen Schleimzellen; daß sie schwer zu erkennen wären, wie GEORGÉVITCH sagt und man nach seiner Zeichnung auch glauben muß, kann man kaum behaupten, im Gegenteil heben sie sich gerade im Fuß schon wegen ihres größeren Umfanges von den Deckzellen ab, namentlich aber durch ihre typische Färbung bei Anwendung von Mucinfarbstoffen. Die zweite Gruppe der »glandes solitaires« sind, nach seiner Zeichnung zu urteilen, die vorher beschriebenen subepithelialen Schleimzellen (Fig. 27 *ss*). Was schließlich die dritte und vierte Gruppe anlangt, so ist GEORGÉVITCH hier in denselben Fehler verfallen, den er HANITSCH vorwirft, indem er die nahe beieinander gelegenen und auf dem Schnitt schief getroffenen einzelligen Schleimzellen für mehrzellig angesprochen hat. Es ließen sich nie mehrzellige Drüsen beobachten; sondern die scheinbare Mehrzelligkeit erweist sich bei guter Färbung stets als Täuschung, da man dann die einzelnen Schleimzellen mit ihren Ausführungsgängen deutlich gegeneinander abgegrenzt sieht. — Die Secretionsstadien der subepithelialen Schleim-

zellen sind dieselben wie die der epithelialen, so daß es sich wohl erübrigt, näher darauf einzugehen.

Wie die subepithelialen Schleimzellen aufzufassen sind, als epitheliale Gebilde, oder ob sie aus Zellen des Bindegewebes hervorgegangen sind, darüber herrschen verschiedene Ansichten. Nach FLEMMING sind sie bindegewebiger Natur und durch Metamorphose der Bindesubstanzzellen entstanden; ihm schließt sich J. H. LIST an. Demgegenüber äußert schon LEYDIG die Ansicht, »daß die Drüsen (in der Haut der Gastropoden) umgebildete, vergrößerte und nach einwärts gewachsene Epithelzellen sind«, und befindet sich so in gewisser Übereinstimmung mit BOLL, nach dem die einzelligen Schleimdrüsen in der Haut der Mollusken nur vergrößerte und in das Bindegewebe gerückte Becherzellen sind. Dieser letzteren Ansicht möchte ich mich anschließen, da sie durch Übergänge von epithelialen Schleimzellen, die vollkommen im Epithel liegen, zu den subepithelialen Schleimzellen, die weit ins Bindegewebe hineinragen, gestützt wird, wie dies etwa durch folgende Reihe veranschaulicht wird: Fig. 8, 26, 25, 27, 21, 7, 9 und 29. Für gewöhnlich werden die epithelialen Schleimzellen zur Lieferung des zum Schutze notwendigen Schleimes ausreichen. Ergibt sich aber an besonderen Stellen die Notwendigkeit einer gesteigerten Secretionstätigkeit, so reichen jene nicht mehr aus, und die Organe der Schleimabsonderung müssen vergrößert werden. Sie wachsen daher nach innen ins Bindegewebe hinein und zwar in dem Maße, wie es erforderlich ist. Wie dieser Vorgang sich vollzieht, beschreibt TECHOW in seiner bereits erwähnten Arbeit bei Gastropoden und gibt auch eine Reihe von Bildern, welche das erläutern: »Ungefähr drei Wochen nach der Operation kann man die ersten Entwicklungsstadien der Schleimdrüsen beobachten. Es senkt sich nämlich eine Epithelzelle aus dem Zellverbande in das unterliegende Gewebe, ohne sich jedoch völlig vom Epithel zu trennen . . . Mit der wachsenden Entfernung der Zelle von ihrer Matrix wird der Verbindungsstrang zu einem sehr dünnen Faden ausgezogen, der nicht immer leicht aufzufinden ist.«

Am Mantelrand treten die subepithelialen Schleimzellen nur in der Innenfalte und der Innenseite der Mittelfalte auf, denn beim Öffnen der Schale kommen diese Stellen mehr als die übrigen Teile des Mantels in Berührung mit der Außenwelt und bedürfen daher auch einer stärkeren Schutzschleimschicht. Dabei macht sich ein Unterschied zwischen Vorder- und Hinterende des Tieres bemerkbar, insofern als die subepithelialen Schleimzellen im vorderen Teil des Mantelrandes zahlreicher vorkommen als in der Gegend der Siphonen. Dieses verschiedene Ver-

halten erklärt sich daraus, daß die Tiere besonders mit dem Vorderende im Schlamm und Kies stecken und daher auch in diesem Teil die Gefahr einer Verletzung beim Fortkriechen größer ist als am Hinterende. In größerer Zahl, als es im Mantelrand der Fall ist, finden sich daher die subepithelialen Schleimzellen im Fuß vor, auch ist ihre Größe hier bedeutender. Beim Fuß ist ebenfalls eine Seite und zwar die, welche beim Kriechen im Sande besonders in Anspruch genommen wird, die Muskelhaube und die Vorderkante, durch besonderen Reichtum an großen subepithelialen Schleimzellen ausgezeichnet.

III. Die Mundlappen.

A. Morphologie und allgemeine Histologie.

Zwischen dem dorsalen Ende der vorderen Fußkante und dem vorderen Adductor liegt die Mundöffnung, die als querer Spalt von einer dorsalen, bzw. hinteren, und einer ventralen, bzw. vorderen, Vorstülpung des Oesophagus begrenzt wird. Diese setzen sich seitlich in die Mundlappen fort, so daß man auf jeder Seite einen inneren und einen äußeren Mundlappen unterscheiden kann; und zwar ist der innere am Fuß, der äußere am Mantel festgewachsen, wie man aus den Fig. 28 *a* und *b* ersehen kann. Es sind Photographien einer lebenden (*a*) und einer in Formol gehärteten (*b*) *Anodonta*; in den Figuren ist der hintere Teil der Tiere weggelassen, da hier nur der vordere von Bedeutung ist. Die Tiere liegen auf dem Rücken, und die beiden Mantellappen sind zur Seite geschlagen. Fig. 28*b* zeigt die Mundlappen wie im gewöhnlichen Leben aneinanderliegend; der Fuß ist kontrahiert, so daß man in die quer davor liegende Mundöffnung hineinsehen kann. In Fig. 28*a* verdeckt der nach vorn etwas vorgestreckte Fuß die Mundöffnung, und die Mundlappen sind auseinander geklappt, so daß man auf ihren breiten hinteren Innenflächen die dort befindlichen leistenförmigen Erhebungen erkennen kann.

Jeder Mundlappen hat, wie aus der Figur zu ersehen ist, ungefähr die Gestalt eines stumpfwinkligen Dreiecks mit abgerundeter Spitze. Zum besseren Verständnis der weiteren Ausführungen soll die Anwachsstelle am Fuß oder Mantel als die Basis der Mundlappen (Fig. 34*b*), die größte Seite des Dreiecks als unterer freier Rand (Fig. 35 *ufr*) und die kleinste Seite als Hinterrand der Mundlappen (*hr*) bezeichnet werden. Die beiden Lappen einer Seite sind an der Basis verwachsen und bilden so eine Rinne zwischen sich, die nach vorn in die Mundöffnung führt und als Mundrinne, vielleicht besser als Mundlappenrinne bezeichnet

wird. Kurz vor dem Hinterrande steigt die Verwachsung der beiden Mundlappen einer Seite steil auf bis zur halben Höhe. Der Hinterrand ist selbst wieder frei, die Mundlappen weichen hier sogar an der Basis stark auseinander und bilden so den Mundlappenwinkel. Mit ihrem Hinterrande reichen die Mundlappen bis an die Vorderkante der inneren Kieme heran, wie in Fig. 28*a* sehr gut zu sehen ist; dies hat, wie weiter unten ausgeführt werden wird, eine große Bedeutung für die Nahrungsaufnahme.

Nach TROSCHEL sind die Mundlappen »höher als lang bei *Unio*, *Anodonta* und *Margaritana*«. Da bei einem solchen Vergleich die Längsachse des Tieres zugrunde gelegt werden muß, die hier parallel der Verbindungslinie der beiden Adductoren verläuft, ist diese Angabe TROSCHELS nicht recht zu verstehen, denn das Verhältnis von Länge und Höhe ist gerade umgekehrt. Da der Unterrand gebogen verläuft, wird die größte Höhe der Mundlappen kurz vor dem Hinterrande erreicht und beträgt etwas über ein Viertel der Länge an der Basis gemessen; in der Nähe der Mundöffnung sinkt die Höhe auf etwa ein Zwölftel der Länge. Diese Maße beziehen sich auf *Anodonta* und *Margaritana*; bei *Unio* ist der Unterschied zwischen Höhe und Länge der Mundlappen geringer. — Während der vordere nach der Mundöffnung zu gelegene Teil der Mundlappen durch keine besondere äußere Struktur auffällt, ist der hintere Abschnitt auf den einander zugekehrten Seiten durch den Besitz von leistenförmigen Erhebungen ausgezeichnet. Die Grenze beider Teile liegt ungefähr in

a



b

Fig. 28 *a* u. *b*.

Photographie *a*, einer lebenden, *b*, einer in Formol gehärteten älteren *Anodonta*, von unten gesehen, mit Mantel, Mundlappen und Fuß. Vergr. 4/5.

der Mitte. Die Leisten ziehen in gleichbleibender Breite senkrecht zum Unterrand nach der Basis, wo sie in gewissem Abstande von denen der Gegenseite endigen und so die Mundlappenrinne bilden. Sie fangen auch nicht direkt am unteren freien Rande an, sondern etwas nach innen davon entfernt, so daß sie einen schmalen Randbezirk frei lassen, der hinten in das ebenfalls von Leisten freibleibende schmale, dreieckige Hinterende hinter der Verwachsungsstelle, die Spitze, übergeht.

Häufig werden die Mundlappen entsprechend ihrer Entstehung aus dem Wimperfeld oder Velum, das bei der Larve den Mund umgibt, als »Velarlappen« oder »Mundsegel« bezeichnet, wie es nach Wasserloos bei *Cyclas cornea* der Fall ist. Bei *Anodonta* fehlt dieses larvale Velum, und die Mundlappen entstehen hier als Vergrößerungen der Lippen. Manche Forscher unterscheiden zwischen dem adoralen glatten Teil der Mundlappen und dem hinteren mit Leisten versehenen Abschnitt und bezeichnen den ersteren als »Lippen« und den andern als »Mundlappen«. Auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, die von andrer Seite unternommen wurden, soll im folgenden das Ganze als Mundlappen bezeichnet werden.

Das Bindegewebe hat lacunären Charakter, der besonders in der Gegend der Leisten deutlich ausgeprägt ist; Langersche Blasen finden sich nicht. Unter dem niedrigen Epithel der Außenseiten ziehen längsverlaufende Muskelzüge hin, andre begleiten das Leistenepithel und ermöglichen es den Leisten, Eigenbewegungen zu machen. — Die Mundlappen werden vom Cerebralganglion aus innerviert und erhalten ihre Zufuhr an frischem Blut durch die Velararterie, die von der Arteria pallialis abzweigt. — Das die Mundlappen deckende Epithel zeigt je nach seiner Lage auf der Innen- oder Außenseite verschiedenes Aussehen, da das Innenepithel, d. h. das Epithel der einander zugekehrten Seiten der Mundlappen, bedeutend höher ist als das der Außenseite. Pinselzellen kommen nicht besonders häufig vor, und Schleimzellen finden sich nur in der Form der epithelialen Schleimzellen vor, während subepitheliale fehlen. Dieser Mangel an subepithelialen Schleimzellen erklärt sich wohl aus der geschützten Lage der Mundlappen in der Mantelhöhle. Ebenso wie im Fuß trifft man im Epithel der Mundlappen kein Pigment an. Ihre hell- oder dunkelbraune Färbung stammt von den Einschlüssen der hier in besonderer Menge auftretenden Wanderzellen her.

B. Das Epithel der Mundlappen.

1. Die Innenseite.

a. Der adorale glatte Teil derselben.

Auf den einander zugekehrten Seiten werden die Mundlappen im glatten adoralen Teil von einem Epithel bedeckt, das sich aus hohen schmalen Cylinderzellen zusammensetzt. Fig. 29 zeigt einen Längsschnitt durch einen Mundlappen. Mit Rücksicht darauf, daß die Leisten im Schnitt möglichst senkrecht getroffen werden sollten, ist infolge der schiefdreieckigen Gestalt der Mundlappen nur die hintere leistentragende Hälfte vollständig und von der vorderen glatten (*viep*) nur das Ende zu sehen. Die Flimmern wurden der Übersichtlichkeit wegen nicht eingezeichnet. Die folgende Fig. 30 gibt einige Zellen dieses vorderen glatten Teiles der Innenseite bei sehr starker Vergrößerung gezeichnet wieder. Das Protoplasma ist feinkörnig, und der große ovale Kern zeigt neben wenig Chromatin einen großen Nucleolus. Wie die Figur zeigt, sind die Zellen durch die besondere Form ihres Wimperapparates ausgezeichnet, der eine ganz ähnliche Ausbildung hat, wie sie Gutheil von den Zellen des Oesophagusepithels von *Anodonta* beschreibt. Bei guter Färbung beobachtet man im distalen Teil der Zellen einen breiten hellen Saum, in dessen Mitte die scharf hervortretenden Basalkörperchen liegen. Schon bei schwachen Vergrößerungen fallen die Fortsetzungen der Wimpern im Protoplasma der Zelle, die Faserwurzeln, wegen ihrer intensiven Färbung auf. Sie haben verschiedene Länge, sind jedoch niemals bis zum Kern zu verfolgen, sondern reichen im Verhältnis zur Höhe der Zellen nur ein kurzes Stück in sie hinein. Außerdem sind sie mit Verdickungen versehen, von denen sich besonders die obersten, an dem hellen Saum gelegenen durch stärkeres Hervortreten auszeichnen und so den Eindruck einer zweiten Basalkörperchenreihe hervorrufen können. Mitunter sind auch die Bulbi der Wimpern durch besondere Größe ausgezeichnet. Da die Zellen, die diesen Wimperapparat besitzen, auf den einander zugekehrten Seiten der Mundlappen sitzen, wo naturgemäß infolge der Anreicherung von Nahrungskörpern den Wimpern eine größere Arbeitslast zufällt, so geht man wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß diese besondere Ausbildung des Wimperapparates zu seiner größeren Festigung dient. Auch Gutheil ist der Ansicht, daß sie für das Oesophagusepithel »als eine besonders kräftige Stützvorrichtung für die Wimperbewegung« aufzufassen sei; anderseits hält er es aber auch für möglich,

»daß das Bild vielleicht eher auf eine Regeneration des Wimperapparates aus dem Innern der Zelle deuten könnte, als auf einen teilweisen Ersatz für die ohnehin bei Flimmerzellen seltene Mitose, indem die obere

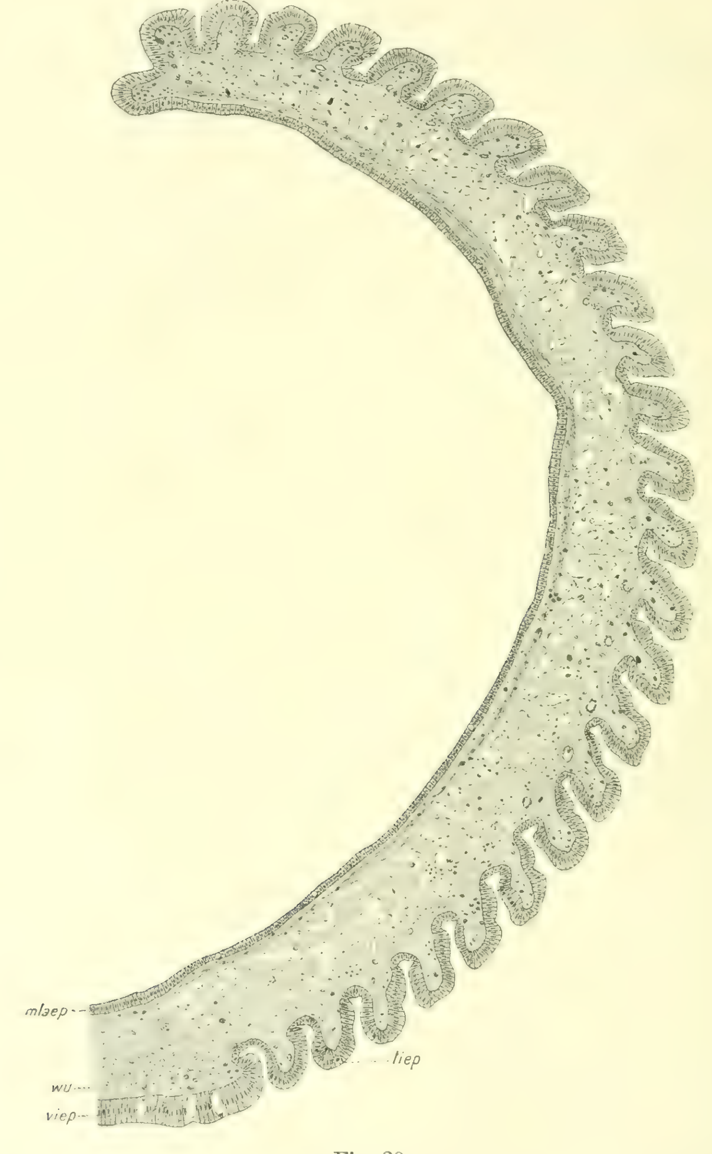


Fig. 29.
Übersichtsbild eines Längsschnittes durch den leistentragenden Teil eines Mundlappens.
Vergr. 40.

helle Zone auf irgendeine Weise degenerieren und die darunter liegende die Funktion der Cuticula übernehmen würde, wodurch das normale Bild wieder zustande käme. Die Bulbi wären dann als Reste ehemals unter einer Cuticula gelegener Basalkörperchen aufzufassen, was hier in dem vorliegenden Bilde mit ihrer starken Färbung einerseits und ihrem etwas zerrissenen Aussehen anderseits ganz in Einklang stehen würde«. Demgegenüber ist zu bemerken, daß letztere Ansicht wenig für sich hat und die erstere wohl die richtigere ist. Wenigstens spricht für sie einmal, daß diese Art der Ausbildung des Wimperapparates allen Zellen des glatten adoralen Epithels eigen ist, und ferner daß ein »zerrissenes Aussehen« der Bulbi, wie GUTHEIL es nennt, nicht an ihnen zu beobachten war. — Zwischen diesen hohen Cylinderzellen liegen vereinzelte Schleimzellen.

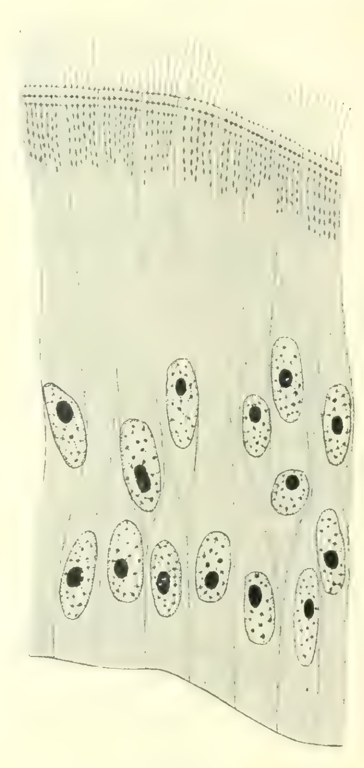


Fig. 30.
Hohes Flimmerepithel mit eigenartiger Ausbildung des Flimmerapparates aus dem adoralen Innenepithel der Mundlappen. Vergr. 1000.

Bei *Mytilus galloprovincialis* und *Lithophagus lithophagus* beschreibt LIST »in dem Wulst, den der Mundlappen am basalen Abschnitte macht, vor der ersten Leiste unter dem Epithel ein Lager von Drüsen mit ungeformtem Inhalt, das keinen Ausführungsgang nach außen besitzt . . . Ähnliche Drüsen liegen subepithelial in den Leisten entweder einzeln oder zu Gruppen angeordnet, hier sind die Ausführgänge oft vorhanden. Neben den beiden typisch ausgebildeten Drüsenarten, den sogenannten Mucindrüsen und granulierten, eosinophilen Drüsen, kommen alle möglichen Entwicklungsstadien beider Drüsenformen vor, wie man aus dem Verhalten ihres Inhaltes gegen Farbstoffe und seiner Struktur schließen muß«. Meine Fig. 29 stimmt nahezu vollkommen überein mit dem Bilde, das LIST von *Mytilus galloprovincialis* gibt. Auch bei *Anodonta* findet sich an derselben Stelle im Bindegewebe vor der ersten Leiste mitunter etwas Ähnliches. Bei näherer Untersuchung mit

stärkeren Systemen löst sich das angebliche Drüsenlager in Wanderzellen und Kalkeinlagerungen auf, die in dem in dieser Gegend kompakteren Bindegewebe auf den ersten Blick obigen Eindruck hervorrufen können. Gerade in den Mundlappen trifft man viele Wanderzellen mit eosinophilen Einschlüssen, die leicht mit Drüsen verwechselt werden können. Nun gibt es aber bei *Anodonta* keine eosinophilen Drüsen, dazu wurden speziell in den Mundlappen keine subepithelialen Schleimzellen, wie sie aus dem Mantel und dem Fuß oben beschrieben worden sind, beobachtet; dafür finden sich aber im Bindegewebe verstreut Kalkkörner, die sich genau wie Mucin färben und diese Verwechslung bewirkt haben dürften.

b. Das Leistenepithel.

Die Fig. 29 zeigt auf dem Längsschnitt durch einen Mundlappen ferner die quergetroffenen Leisten. Bei stärkerer Vergrößerung ist eine einzelne Leiste noch einmal in Fig. 31 wiedergegeben, und besonders diese letztere weist eine etwas absonderliche Form auf; warum gerade sie ausgewählt wurde, wird weiter unten erläutert werden. Für *Unio* gibt THIELE an: »An andern Schnitten fällt es auf, daß in den Leisten an entsprechenden Stellen regelmäßige Einbuchtungen vorkommen, in deren Grunde meist zwei kurze Wimperzellen liegen, neben diesen beiderseits eine Sinneszelle. In den Spitzen der Leisten sind solche Zellen nicht wahrzunehmen.« Untersucht man die Mundlappen von *Anodonta* und *Unio* lebend unter dem Mikroskop, so beobachtet man, daß die Leisten Bewegungen und Kontraktionen auszuführen imstande sind. So können sie sich steil aufrichten oder nach vornüber legen, und dabei treten oft auch diese Einbuchtungen auf. Wie die Fig. 31 zeigt, weisen die Vorder- und Rückseite einer Leiste (*V*, *H*) einen Unterschied in der Höhe des Epithels auf, und zwar ist das Epithel der Vorderseite einer Leiste niedriger. Die größte Höhe erreichen die Zellen des freien Randes einer Leiste, während das Epithel, das die Rinne zwischen zwei Leisten, die Zwischenleistenrinne (Fig. 31 *zlr*), auskleidet, sich aus den niedrigsten Zellen zusammensetzt. Es sind kubische Zellen mit fast rundem Kern, der einen deutlichen Nucleolus zeigt. Die Epithelzellen der Leisten selbst sind schmale hohe Cylinderzellen, die wie jene mit Flimmern versehen sind, von denen noch die Rede sein wird. Das Protoplasma ist feinkörnig, und der länglich-ovale Kern hat neben wenig Chromatin einen großen Nucleolus.

Zellgruppierungen, wie sie THIELE für die Einbuchtungen im Epithel von *Unio* angibt, daß neben zwei kurzen Wimperzellen beider-

seits eine Sinneszelle liegt, konnten bei *Anodonta* nicht beobachtet werden. Als SIMROTH die Mundlappen der Najaden untersuchte, fand er keine auffallend große Zahl von Tastborsten, im Gegenteil schienen sie fast zu fehlen; ebenso erwähnt FLEMMING ihr spärliches Vorkommen im Epithel der Mundlappen. THIELE hat im Leistenepithel »an gewissen Stellen schmale, dunkel tingierte Kerne wahrgenommen, von

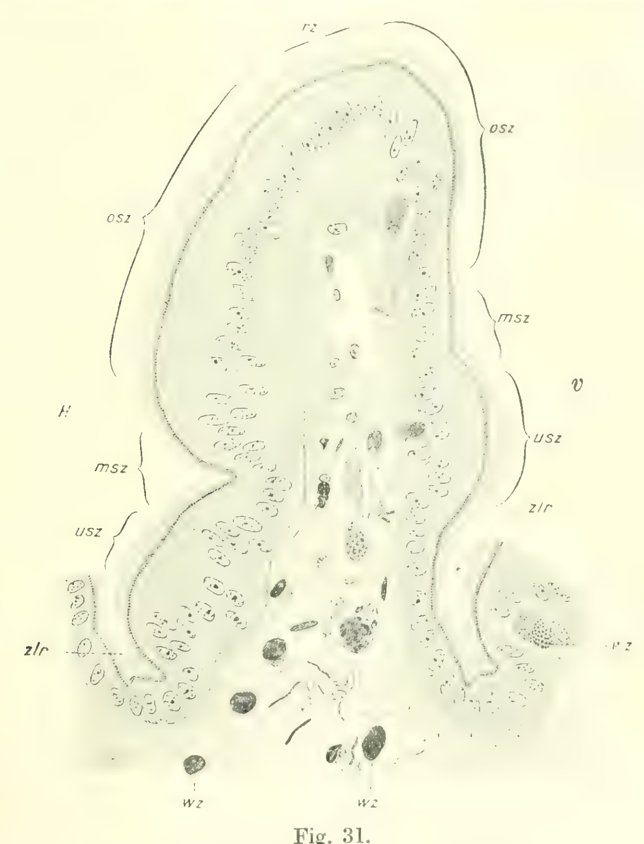


Fig. 31.
Querschnitt durch eine Leiste. Vergr. 420.

denen ich annehme, daß sie Sinneszellen angehören; dieselben finden sich in den Vertiefungen zwischen den Leisten oder auch in diesen selbst auf ihrer übergeneigten Seite meist in einer Erhöhung des Epithels. Sie sind immer sehr vereinzelt . . . Von diesen Zellen Fortsätze in das Bindegewebe zu verfolgen, ist mir zwar nicht gelungen, doch glaube ich bei andern Muscheln (*Lithodomus*) solche mit Bestimmtheit von ganz ähnlichen Gebilden gesehen zu haben«. Bei der Untersuchung

lebender Mundlappen von *Anodonta* stellt man bald fest, daß das Vorkommen von Sinnesborsten hier ebenso variiert wie z. B. an den Papillen des Branchialsipho. Sie finden sich zwar auf der ganzen Oberfläche zerstreut vor, jedoch in wechselnder Anzahl. Auf Schnitten wurden nur wenige Sinneszellen beobachtet. Es fanden sich wohl im Epithel häufig basal gelegene, intensiv gefärbte Kerne, doch gehörten diese stets zu Wanderzellen. In Macerationspräparaten wurden Sinneszellen stets gefunden, und an diesen sowie an denen der Schnitte ließ sich feststellen, daß sie denselben Bau besitzen wie die aus dem Mantel und dem Fuß beschriebenen. Der Kern liegt im basalen Teil der Sinneszelle, der in das Bindegewebe hineinragt, und der distale Abschnitt ist stark verschmälert und trägt die Sinneshaare.

Schleimzellen finden sich im leistentragenden Teil der Mundlappen ebenfalls nur in geringer Anzahl und fast ausschließlich in dem Randsaume am freien unteren Rand und dem anstoßenden Teil der Leisten, besonders in der Nähe der Spitze der Mundlappen. Je weiter man nach der Mundlappenrinne oder nach vorn kommt, desto geringer ist ihre Zahl, bis sie ganz verschwinden. Dies stimmt mit den Befunden Thieles überein: »Nach der Spitze hin nimmt ihre Menge zu.«

2. Die Außenseite.

Das Epithel zeichnet sich durch die geringe Höhe seiner Zellen aus, die kubisch und von wechselnder Breite sind (Fig. 29 *mlaep*, Fig. 32). Nach Thiele kann man die Cilien »nur mit Mühe wahrnehmen«. Diese allgemeine Angabe trifft für *Anodonta* nicht zu; denn wenn hier auch die Flimmern der kubischen Zellen kürzer sind als die der hohen Cylinderzellen der einander zugekehrten Seiten der Mundlappen, so sind sie doch sowohl im Leben wie auf Schnitten deutlich zu sehen. Auch lassen sich bei starker Vergrößerung auf gutgefärbten Schnitten die Fortsetzungen der Flimmern in das Plasma hinein eine Strecke weit verfolgen (Fig. 32); die Faserwurzeln treten ziemlich kräftig hervor, zeigen Anschwellungen und verlaufen parallel. In Fig. 33 sind die Flimmern nicht eingezeichnet, weil nur die Basalkörperchen gut zu erkennen waren und es nicht feststand, ob die Flimmern nicht aus einem bestimmten Grund fehlten. Der Kern der Zellen ist sehr groß; er liegt gewöhnlich in der Mitte der Zelle und zeigt einen großen Nucleolus. — Im Epithel finden sich zerstreut Pinselzellen und epitheliale Schleimzellen.

Außer den typischen bewimperten Deckzellen gibt es andre, die sich durch ihr von jenen verschiedenes Aussehen auszeichnen, durch

welches sie den Eindruck von secernierenden Zellen machen (Fig. 33). Am distalen Ende zeigt eine solche Zelle eine Ausbuchtung, die verschiedene Größe annehmen kann. Wie die Figur erkennen läßt, hat sich zwischen dem Wimperapparat hindurch ein schmälerer oder breiterer Fortsatz des Zellinnern gebildet, der meist ovale oder kreisrunde Gestalt besitzt. Diese Ausbuchtungen finden sich nicht immer nur in der Einzahl an einer Zelle vor, sondern sie können zu mehreren an einer Zelle auftreten. Bei manchen Zellen ist sogar die ganze distale Oberfläche mehr oder weniger vorgewölbt (Fig. 32). Diese bläschenartigen Erweiterungen der Zellen fallen durch ihre hellere Färbung auf; sie setzen sich aber nicht besonders scharf vom übrigen Teil der Zelle ab. Ihr Inhalt ist fein granuliert und färbt sich mit Eisenhämatoxylin oder bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin heller als das übrige Protoplasma. Dieses weist keine Sonderstrukturen gegenüber den intakten Wimperzellen auf. Der Wimperapparat fehlt entweder ganz (Fig. 32), oder er ist noch zum Teil vorhanden.

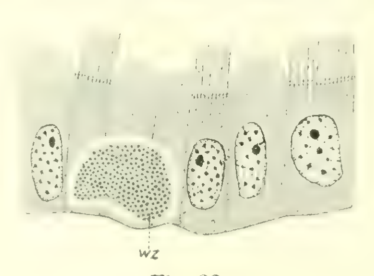


Fig. 32.
Außenepithel der Mundlappen mit secernierenden Zellen. Vergr. 1200.

Nach all diesen Befunden scheint es sich hier um eine Art bläschenförmiger Secretion zu handeln derjenigen ähnlich, wie sie aus dem Darm und dem Magen bei Dipteren, Reptilien und Amphibien beschrieben wird. Van Gehuchten untersuchte »les cellules sécrétantes qui forment le revêtement épithélial de l'intestin moyen de la larve d'un diptère némocère, la *Ptychoptera contaminata*«. Die Bilder, die er davon gibt, stimmen mit denen von *Anodonta* fast vollkommen überein. Ein Unterschied macht sich in der Struktur des Protoplasma bemerkbar. So sagt van Gehuchten: »Granuleux, dépourvu de corps figurés ou d'enclaves, le protoplasme est nettement strié dans la partie qui avoisine la tunique propre«. Bei *Anodonta* ließ sich auch bei Anwendung stärkster Systeme keine besondere Struktur im Protoplasma dieser besonderen Zellen beobachten, sondern sie zeigten in dieser Hinsicht dasselbe Aussehen wie die gewöhnlichen Deckzellen der Nachbarschaft. Als van Gehuchten die secernierenden Zellen im Leben untersuchte,



Fig. 33.
Außenepithel der Mundlappen mit secernierenden Zellen. Vergr. 1200.

fand er, daß die Bläschen »présentant un contenu liquide transparent et cristallin . . . riche en substances albuminoïdes«, der sich auf Schnitten als »une masse finement granuleux« darstellte. Auch bei *Anodonta* konnten einige Male bei Untersuchung lebenden Materials solche Stadien beobachtet werden, die sich durch den stärker lichtbrechenden Inhalt der bläschenförmigen Ausbuchtung zu erkennen gaben. Er gibt dann weiter an, daß diejenigen Bläschen, die nur durch einen schmalen Fortsatz mit der Zelle in Verbindung stehen, sich ablösen, indem sich die Brücke immer mehr verschmälert und schließlich durchbricht, so daß die Bläschen als Ganzes in die Darmhöhle gelangen. Bei den Zellen, deren ganze Oberfläche secerniert, entsteht nach ihm unterhalb an der Grenze eine neue Membran; noch bevor sich das Bläschen abgelöst hat, wird schon durch Reißen seiner Wandung der Inhalt entleert. Der letztere Modus und die ihm ähnliche Art der Ausstoßung des Secretes, wie sie GUTHEIL aus dem Enddarm von *Anodonta* (vgl. dessen Fig. 51) beschreibt, konnte am Mundlappenepithel von *Anodonta* nicht beobachtet werden. Aus den vorhandenen Stadien kann geschlossen werden, daß, wenigstens in dem Fall, den Fig. 33 wiedergibt, die Bläschen sich erst vollkommen abschnüren, bevor sie durch Aufplatzen ihren Inhalt entleeren. Wie die Zellen in Fig. 32 sich des Inhaltes ihrer Bläschen entledigen, ist nicht zu sagen, da keine Anhaltspunkte darüber gefunden wurden. Überhaupt ist nicht zu ersehen, welchen Zweck an dieser Stelle gerade die Secretbildung verfolgt, die allem Anschein nach vorzuliegen scheint, da diese Erscheinung nur auf den einander abgewendeten Seiten der Mundlappen beobachtet wurde. Andernfalls könnte, da der Vorgang gerade an den Mundlappen sich abspielt, an ein giftiges Secret zur Tötung der als Nahrung dienenden Tiere oder vielleicht an ein die Verdauung einleitendes Secret gedacht werden. Dagegen spricht aber der Umstand, daß auf der gerieften Seite der Mundlappen derartige Zellen sich nicht vorfinden. Besonders hinderlich für eine Erklärung ist der Umstand, daß eine typische Reaktion bisher nicht gefunden wurde.

C. Physiologisches über die Mundlappen.

1. Ansichten früherer Autoren.

Das Vorkommen von leistenförmigen Erhebungen an der Oberfläche der Mundlappen führte einige Forscher dazu, darin den Beweis für eine respiratorische Betätigung der Mundlappen zu sehen; diese wurden daher auch als »Nebenkiemen« bezeichnet. Nach ERMAN müßte man sie sogar »als Hauptkiemen, als das wesentliche Organ

des Respirationsprozesses ansehen, während die sogenannten Kiemen . . . zur Aufnahme und Zeitigung der Eier« in der Hauptsache dienten. Auch THIELE ist der Ansicht, daß »bei den Najaden die Annahme einer Nebenfunktion der Mundlappen zu respiratorischem Zwecke nicht von der Hand zu weisen« sei, denn »der Leistenbesatz, welcher für die Nahrungsbeschaffung keinen sonderlichen Wert haben dürfte, vergrößert ihre Oberfläche um ein Namhaftes, während die Dicke ihrer Blätter sehr gering zu sein pflegt«. Durch diese Bildungen kann allerdings eine gewisse Ähnlichkeit der Mundlappen mit Kiemen vorgetäuscht werden; dazu kommt, daß bei manchen Formen die Kiemen verhältnismäßig klein sind, während die Mundlappen ungewöhnliche Größe erlangt haben. In seiner eingehenden Arbeit über die Biologie der Muscheln weist WALLENGREN das Irrige obiger Ansicht nach und zeigt auf experimentellem Wege die große Bedeutung der Mundlappen für die Nahrungsaufnahme. »Die Mundlappen zeigen keine speziellen Organisationsverhältnisse, die auf eine besondere respiratorische Wirksamkeit deuten. Nur an der allgemeinen Hautatmung dürften sie teilnehmen und haben somit nur in diesem Sinne eine respiratorische Bedeutung.« Schließlich sei noch einer ganz eigenartigen Erklärung der Mundlappen der Najaden gedacht, die von HAZAY stammt: »Die Tiere ernähren sich von den im Bodenschlamm und Wasser lebenden Infusorien, . . welche . . . durch die Kiemen ausgeschieden, sich zu flachen kleinen Küchlein anhäufen und von den Reibplatten der Mundlappen zerrieben eingeführt werden.«

2. Die Flimmerströmungen der Mundlappen.

Die Mundlappen sind wie die ganze nicht von der Schale bedeckte Oberfläche mit Flimmern bedeckt. Zur Beobachtung der Richtung, in der diese schlagen, wurden die Mundlappen makroskopisch und mikroskopisch untersucht, und zur bessern Sichtbarmachung der Flimmerströmungen wurde Carmin, Tusche oder Lampenschwarz in Wasser aufgeschwemmt und zugefügt. Unter dem Binocular und dem Mikroskop wurden die Körnchen in ihrer Strömungsrichtung verfolgt, und man konnte bald beobachten, daß die Körnchen einer Richtung untereinander durch das von den Schleimzellen bereitete Secret verklebt waren und oft lange farbige Fäden bildeten. Wie STENTA zuerst zeigte, geschieht die Fortbewegung der Nahrungspartikel nicht, wie man früher meinte, durch Wasserströmungen, sondern durch Wandströmungen vermittels der direkten mechanischen Tätigkeit der Flimmern. »Unter ersterem verstehe ich jene Ströme, welche auch noch

auf größerer Entfernung hin durch Wimperung entstehen; unter Wandströmung dagegen dicht über dem Epithel hinstreichende Strömungen. Im letzteren Falle befinden sich die durch die Strömung bewegten Teilchen stets in einem Schleimfaden im Anschluß an das Epithel.«

Im folgenden sollen nun die etwas komplizierten Verhältnisse hinsichtlich der Richtung der Flimmerströmungen der Mundlappen dargelegt werden. Meine Befunde stimmen größtenteils mit den Angaben WALLENGRENS überein; bei den Punkten, wo dies nicht der Fall sein sollte, wird auf die Unterschiede näher eingegangen werden. Die beiden Fig. 34 und 35 sind in Anlehnung an WALLENGREN angefertigt und sollen in schematischer Weise die Richtung der Flimmerströmungen veranschaulichen. An der glatten Außenseite der Mundlappen verlaufen die Flimmerströmungen im vorderen Teil von der Basis (*b*) zum unteren Rand (*nfr*), während sie im hinteren Abschnitt von der Basis zum unteren und hinteren Rand (*hr*) divergieren. Außerdem geht eine Strömung am unteren Rand nach hinten zur Spitze, und die am Hinterrand (*hr*) verlaufende Strömung biegt etwas vor der Spitze auf die Innenseite der Mundlappen um, wo die Verhältnisse der Flimmerströmungen sehr kompliziert sind. Am vorderen ungerieften Teil der Innenseite schlagen die Flimmern schräg von außen nach innen der Mundlappenrinne zu, die in ihrer ganzen Erstreckung vom Hinterrand bis zur Mundöffnung nach vorn schlagende Flimmern trägt.

Nicht mehr so einfach liegen die Dinge im leistentragenden Teil der Innenseite. Ihre genaue Beobachtung stößt auf technische Schwierigkeiten, da bei den abgeschnittenen Mundlappen die Leisten sich besonders gern umlegen und sich nach vornüber neigen, wobei sie sich auch noch stark kontrahieren. Es ist daher dann unmöglich, in die Zwischenleistenrinne hineinzusehen. WALLENGREN untersuchte daher die Mundlappen in künstlich gestrecktem Zustand, indem er sie mit Nadeln zwischen zwei auf dem Objektträger aufgeklebten Wachsstreifen ausspannte. Da aber auch dann die Leisten immer noch stark übergeneigt sind, so wurde versucht, dünne Längsschnitte durch lebende Mundlappen herzustellen, was auch einige Male gelang, so daß dann an ihnen seitliche Bilder zur Ergänzung der Aufsichtsbilder gewonnen werden konnten. Die Resultate, die so an lebendem Material gewonnen wurden, konnten mit den Befunden an Schnitten durch konserviertes Material verglichen werden, das die verschiedene Schlagrichtung der Flimmern sehr gut erkennen läßt, wenn die Abtötung nur schnell genug erfolgte. Auch ist bei konserviertem Material die Größe der

Flimmern besser zu beurteilen; aus diesen Gründen wurde die Leiste, welche in Fig. 31 wiedergegeben ist, gewählt.

Wenn man von oben auf die Leisten schaut, so wimpert scheinbar nur die Vorderseite der Leisten, während sich die Rückseite in Ruhe zu befinden scheint. ERMAN, der noch keine Flimmerbewegung wegen der Unvollkommenheit der damaligen Technik kannte, gibt an, »daß von den zwei Abhängen, die eine Schlucht oder ein Tal bilden, immer nur der eine sich wellenförmig undulierend bewegt, während der entgegengesetzte Abhang ruht«. Dieser Gegensatz ist natürlich nur scheinbar und kommt daher, daß an der Vorderseite der übergebogene Rand scharf eingestellt ist und dabei die Flimmern über den Rand hinausragen, während die Rückseite langsam ansteigt, so daß sich die Flimmern nicht von dem Untergrund abheben. Nach WALLENGREN hat man an einer Leiste folgende verschiedenen Zonen zu unterscheiden. Längs dem freien Rand jeder Leiste verläuft die Randzone, an die sich seitlich die beiden oberen Seitenzonen anschließen. Darauf folgen beiderseits die mittlere und schließlich die untere Seitenzone; im Grunde zwischen zwei Leisten befindet sich die Zone der Zwischenleistenrinne. Diese Bezeichnungen sollen im folgenden beibehalten werden. Die Fig. 31 stellt eine im Schnitt quergetroffene Leiste dar. Die Richtung der Flimmern entspricht den Beobachtungen an lebendem Material. Die Randzone (*rz*) ist schmal, und ihre langen Flimmern schlagen, senkrecht zur Bildebene, zum unteren Rand der Mundlappen. Nach WALLENGREN sind es wirkliche Cirren, die die Randzone bedecken. Da sich die Flimmern aber weder an lebendem noch an konserviertem Material durch kräftigere Gestalt auszeichnen, ist es keineswegs gerechtfertigt, sie als Cirren zu bezeichnen. Eher könnte man dagegen die Flimmern der anschließenden oberen Seitenzone, die als die größte Zone mehr als die Hälfte der Rückseite (*H*) jeder Leiste einnimmt (*osz*), als Cirren bezeichnen, besonders wenn man diejenigen an der Grenze gegen die mittlere Seitenzone betrachtet. Ihre langen Flimmern sind relativ sehr stark und schlagen von hinten nach vorn oder von der Richtung der Zwischenleistenrinne (Fig. 31 *zlr*) her nach der Randzone, also in der Richtung zur Mundöffnung. In demselben Sinne schlagen auch die etwas kürzeren und weniger kräftigen Flimmern der oberen Seitenzone an der Vorderseite (*v*) der Leisten (*osz*), die sich ebenfalls lang hinstreckt. Ihre Schlagrichtung ist also auch von hinten nach vorn oder von der Randzone weg nach der Zwischenleistenrinne.

Es folgt nun auf beiden Seiten jeder Leiste die mittlere Seitenzone, die keine große Ausdehnung hat (Fig. 31 *msz*). Nach WALLEN-

GREN besteht zwischen der Vorder- und Rückseite einer Leiste in dieser Zone der Unterschied, daß auf der Rückseite die »Cilien nach oben in der Richtung gegen die Mundrinne schlagen«, dagegen auf der Vorderseite »sich in der Richtung nach der Mundrinne und schräg nach innen

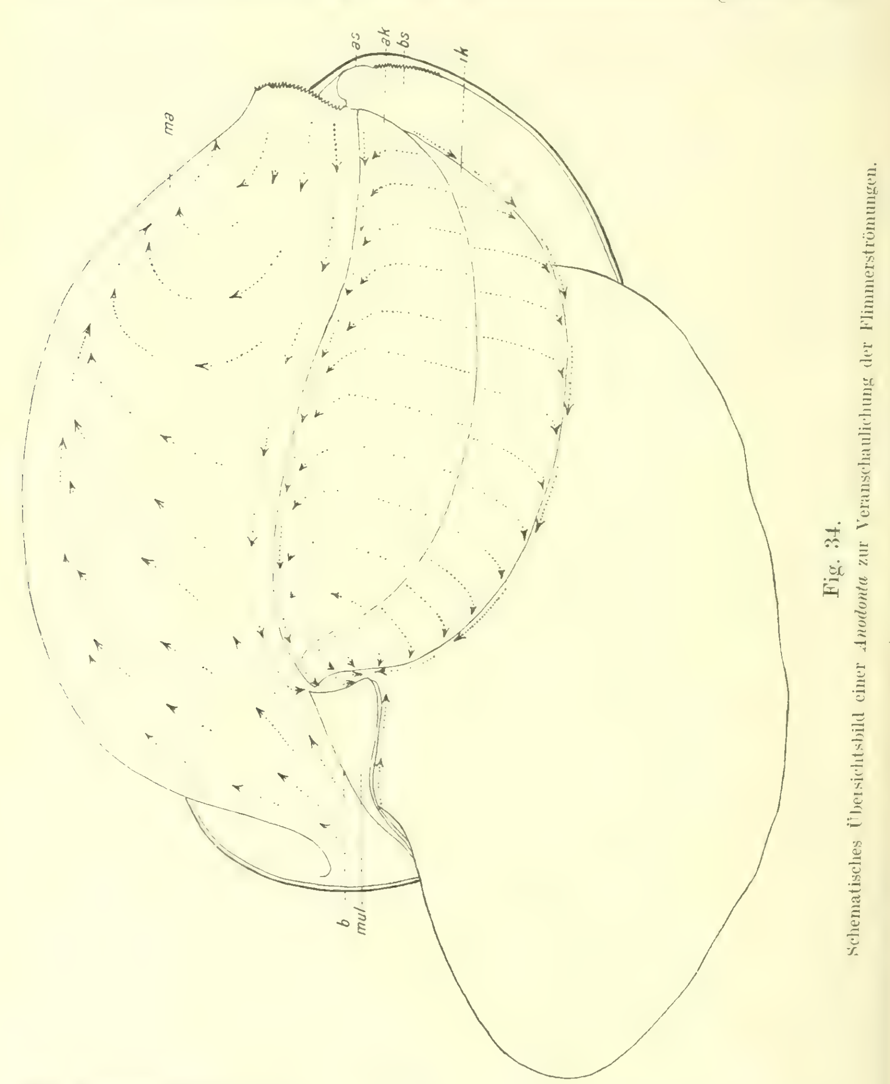


Fig. 34.
Schematisches Übersichtsbild einer *Anodonta* zur Veranschaulichung der Flimmerströmungen.

der Zwischenleistenrinne zu« bewegen. Bei dem Versuch mit den Carminkörnchen wurde wiederholt beobachtet, daß diese sich auf der Höhe der mittleren Seitenzone auf die Mundrinne zu bewegten, wobei sie jedoch niemals nach oben oder, besser, gegen den freien Rand der

Leisten getrieben wurden. Dagegen wurde einige Male beobachtet, daß Körnchen von ihrem geraden Wege zur Mundrinne schräg nach der Zwischenleistenrinne zu abgetrieben wurden. Hieraus darf man wohl schließen, daß die Schlagrichtung der Flimmern der mittleren

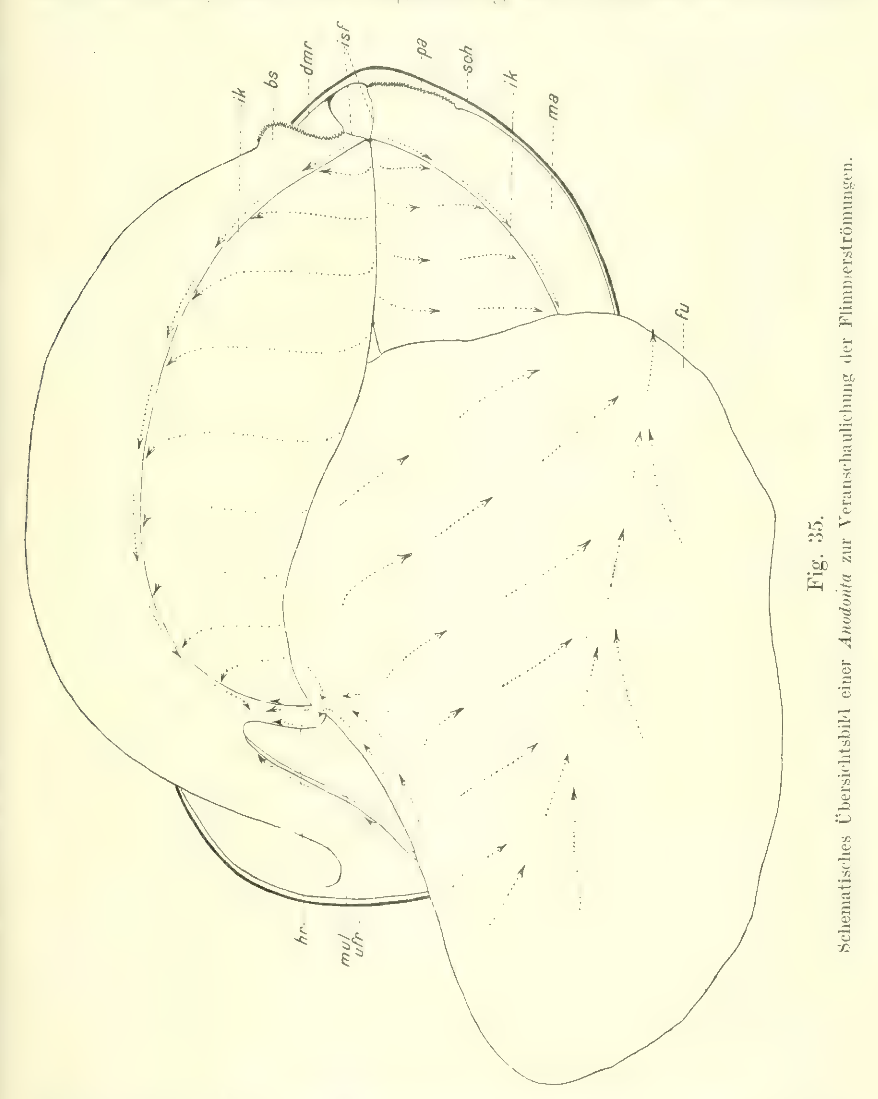


Fig. 35.
Schematisches Übersichtsbild einer *Anodonta* zur Veranschaulichung der Flimmerströmungen.

Seitenzonen in der Hauptsache nach der Mundrinne zu gewendet ist, aber mit einer geringen Drehung der Zwischenleistenrinne zu.

Die Flimmern der unteren Seitenzone, sowohl der Rückseite (*H*) wie der Vorderseite (*V*) der Leisten (Fig. 31 *usz*) sind wieder kräftige

lange Cilien, die in der Richtung nach der Zwischenleistenrinne zu schlagen, welche ihrerseits feine Flimmern führt, die sich nach innen der Mundrinne zu bewegen. Dieser letztere Befund steht im Gegensatz zu WALLENGREN, welcher angibt, daß »die hier befindlichen feinen und verhältnismäßig kurzen Cilien nach dem freien Mundlappenrand hin« schlagen. Es bewegten sich jedoch stets bei vollkommen gestreckten Mundlappen, wo man bequem den Boden der Zwischenleistenrinne beobachten konnte, die Körnchen vom freien Unterrand (*ufr*) weg der Mundlappenrinne zu. — Auf der Zone am unteren freien Rande (*ufr*) der Mundlappen, die von den Leisten freigelassen wird, dem unteren Randsaum, findet sich eine nach hinten gerichtete Strömung, also in demselben Sinne wie die des unteren Randes selbst, die oben bereits erwähnt wurde. Durch die gut entwickelte Fähigkeit, die Gestalt und gegenseitige Lage der Leisten beliebig verändern zu können, kann die Muschel den Transport der Nahrungskörper zum Mund hin regulieren.

3. Die Flimmerströmungen an der übrigen Körperoberfläche.

Nachdem so die Flimmerströmungen der Mundlappen genau dargelegt wurden, fragt es sich, wie die Nahrungskörper auf die Mundlappen gelangen. Das Wasser strömt durch den Branchialsipho (Fig. 2 *bs*, Fig. 34 u. 35 *bs*) und die bei ausgestrecktem Fuß eventuell zwischen den Mantelrändern vorhandenen Spalten an der Ventralseite in die Mantelhöhle und gelangt aus der infrabranchialen Kammer in die suprabranchiale, worauf es durch die Analöffnung (Fig. 2 *as*, Fig. 34 u. 35 *as*) wieder entleert wird. Dabei werden die im eingezogenen Wasser suspendierten Fremdkörper auf der Oberfläche der Kiemen zurückgehalten und geraten nun in den Wirkungsbereich der Wandströmungen der Kiemen. Wie man sich durch den Versuch mit Carminwasser überzeugen kann, herrscht an der äußeren Kieme (Fig. 34 *ak*) auf beiden Seiten eine von unten nach oben gehende Strömung; und zwar geht der an der Außenseite aufsteigende Strom dorsal in einen andern über, der in der Kiemenmantelrinne von hinten nach vorn verläuft. Der an der Innenseite der äußeren Kieme aufsteigende Wimperstrom mündet in die zwischen den beiden Kiemenblättern verlaufende Rinne, die Kiemenachsenrinne, in der die Flimmern nach vorn schlagen. Am freien Rand der äußeren Kieme ist von einer längs verlaufenden Strömung nichts zu bemerken. Im Gegensatz zu den äußeren Kiemenblättern verhalten sich die inneren umgekehrt (Fig. 34, Fig. 35 *ik*). Auf beiden Seiten der inneren Kiemenblätter

gehen die Flimmerströme nach unten zum freien Rand, wo sie in die von hinten nach vorn verlaufende Marginalrinnenströmung einmünden. Wie Fig. 28 zeigt, umfassen die Mundlappen in ihrer natürlichen Stellung die inneren Kiemenblätter, die größer als die äußeren sind, an ihrem Vorderrand, und bis hierher reicht die zuführende Wirkung der Marginalrinne von hinten her; das übrig bleibende Stückchen der Marginalrinne trägt von vorn nach hinten schlagende Flimmern, wie in Fig. 34 u. 35 angedeutet ist. An der Stelle, wo sich diese beiden entgegengesetzten Richtungen treffen, werden die mitgeführten Partikelchen auf die Mundlappenwinkel übertragen, deren Flimmern sie auf den gerieften Teil der Mundlappen befördern.

Auch die Mantellappen (Fig. 34 *ma*) tragen zum Teil mit bei zum Transport von Nahrungskörperchen zu den Mundlappen hin, indem parallel der Kiemenanwachsstelle in geringer Entfernung davon ein Flimmerstrom nach vorn zu den Mundlappen führt. Am übrigen Teil der Mantelinnenfläche schlagen die Flimmern nach außen und hinten. — Am Fuß (Fig. 35 *fu*) kommen für die Nahrungszufuhr nur die in nächster Umgebung der Mundöffnung gelegenen Teile mit ihren Flimmern in Betracht.

Die so zu den Mundlappen transportierten Nahrungskörper werden dann durch die verschiedenen Flimmersysteme der Mundlappenrinne zugeführt und in der Nähe der Mundöffnung aufgespeichert. Von Zeit zu Zeit öffnet die Muschel den Mund, und die mit allerhand Fremdkörpern vermengte Nahrung gelangt durch Einstülpung der die Mundöffnung begrenzenden Teile in den Oesophagus.

IV. Anhang.

1. Das Vorkommen von Kalk im Bindegewebe.

Aus der Mantelzacke und besonders dem Bindegewebe des Mantels von *Unio* beschreibt RAWITZ das massenhafte Vorkommen von Mucin, das »durch Intervention von Becherzellen, die an der Innenseite in großer Anzahl sich vorfinden«, an die freie Oberfläche gelangt. »Es erscheint . . . als eine amorphe Masse, die aus einzelnen Körnchen bzw. Tröpfchen besteht, die dicht aneinander gelagert sind.« RAWITZ bezeichnet diese Gebilde deshalb als »amorphe Schleimmassen«, weil sie sich mit Hämatoxylin blau färben und »nicht als histologisch differenzierte Drüsen erscheinen«. Sie entstehen nach ihm aus Zellen, die in den Maschen der Bindesubstanz liegen und umgewandelte FLEMMINGsche Bindesubstanzzellen sind. Ob die Zelle bei der Secretion

zugrunde geht oder nicht, hat er nicht feststellen können. Er verwertet dann »das Auftreten amorpher Secretmassen« für die Systematik der Lamellibranchier, da es »augenscheinlich auf einen gewissen Grad von Degeneration im betreffenden Organismus« hindeute. Bei genauer histologischer und chemischer Untersuchung stellt es sich heraus, daß diese fraglichen Gebilde kein Mucin sind, sondern Kalkkörper, die auf die von Rawitz angegebenen Stellen nicht beschränkt sind, sondern im ganzen Körper anzutreffen sind, wie gezeigt werden wird.

Sie scheinen allgemein verbreitet zu sein, da sie aus den verschiedensten Körperteilen bei Lamellibranchiaten und Gastropoden beschrieben worden sind. So fand Grobben im Bindegewebe des Bulbus arteriosus von *Venus verrucosa* und *Cytherea* »ein variköses Netz aus körnigem Plasma bestehend«, das Körnchen mit starkem Glanz enthielt, der bei Behandlung mit Reagenzien verschwand. Wie weiter unten ausgeführt werden soll, dürfte es sich hier um die fraglichen Kalkkörperchen handeln. — Aus der Najadenkieme beschreibt Posner »eigentümliche Concremente konzentrisch geschichteten, sehr stark lichtbrechenden kohlensauren Kalkes«, die »in ihrem Aussehen ungemein an die Stärkekörner in pflanzlichen Geweben« erinnern; die gleiche Angabe macht Kollmann. Schließlich bildet sie Thiele aus den Mundlappen von *Unio* ab; nach ihm ist der Kalk an ein organisches Substrat gebunden. — Bei Gastropoden sind sie von Semper und Leydig als »spindelförmige oder länglich runde, mitunter einem Schleifstein ähnliche Körper« beschrieben worden; letzterer bildet auch zwei geschichtete Kalkkörper ab und nennt sie »Spitzweckchen«. — Während aber die bisher genannten stets nur von kohlensaurem Kalk reden, macht Barfurth Angaben über das Vorkommen von phosphorsaurem Kalk in Leber und Mantel von Gastropoden, und Janssens, der die Lamellibranchierkiemen eingehend daraufhin untersuchte, stellte fest, daß die Gebilde kohlensauren und phosphorsauren Kalk enthalten. Im Gegensatz zu der Angabe Barfurths, daß Sommertiere eine Anhäufung der Kalkkörper zeigen, so daß ihr Mantel davon außen weiß erscheint, sagt Janssens: «En été les concrétions sont absentes».

Bei *Anodonta* konnte ein Unterschied in der Häufigkeit des Vorkommens dieser Kalkkörper zwischen Sommer und Winter nicht beobachtet werden; bei besonders starker Anhäufung im Mantel erschien dieser auch hier weißlich. In Zupfpräparaten findet man stark lichtbrechende Gebilde von der Form, wie sie die Fig. 36 und 37*a* zeigen. Es sind entweder kleinere oder größere Körnchen oder unregelmäßige

Konglomerate, die einzeln oder zu Nestern dicht gedrängt beisammenliegen (Fig. 38); meist weisen sie einen gelblichen Farbton auf. Bei Zusatz einer Säure (Salzsäure und besonders Salpetersäure, weniger bei Essigsäure) verschwindet unter schwacher Gasentwicklung die Farbe und ihr Lichtbrechungsvermögen, so daß sie nur noch schwer zu erkennen sind. Färbt man dann oder auch schon vorher mit Hämatoxylin (Delafield), so nehmen sie die Farbe stark auf und lassen jetzt deutlicher eine konzentrische oder exzentrische Schichtung erkennen, indem hellere und dunklere Schichten miteinander alternieren (Fig. 37 *b*, *c*). Die größeren Konglomerate, die vor der Einwirkung der Reagenzien homogen aussehen, lassen nachher erkennen, daß sie aus mehreren Körnchen durch Verschmelzung entstanden sind (Fig. 37 *d*), da die äußeren Schichten den verschmolzenen Körnern gemeinsam sind. In Schnittpräparaten sieht man die Gebilde im Bindegewebe zwischen den Zellen liegen. Im Fuß und im eigentlichen Mantel kommen sie meist vereinzelter vor. Nie wurden sie hier bei *Anodonta* in der Anhäufung angetroffen wie z. B. bei *Margaritana* oder wie es Rawitz für *Unio* angibt. Sie durchziehen entweder in Ketten das Bindegewebe, indem ein Körnchen hinter dem andern liegt (Fig. 38 *ka*), oder man sieht in einem homogen erscheinenden Teil des Bindegewebes eine große Anzahl sehr kleiner Körnchen, die bei starker Vergrößerung als Punkte eben noch zu erkennen sind und wohl die Anfangsstadien darstellen (Fig. 37 *a* und 38 *ka*). In den Papillen liegen sie wie in den Mundlappen meist zu größeren Haufen beieinander, und in den Kiemen füllen sie oft das ganze Bindegewebe an. — In der Lösung der Körner in Säuren läßt sich Calcium und Phosphorsäure nachweisen; bei Zusatz von Schwefelsäure lösen sie sich auf, und an ihrer Stelle schießen Gipskristalle hervor. Die Körnchen bestehen also aus phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk, der an eine organische Substanz gebunden ist, die

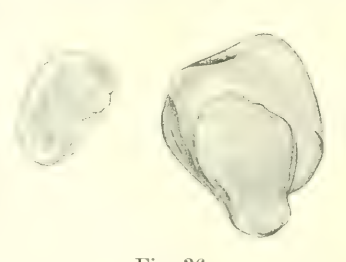


Fig. 36.
Kalkkörper aus dem Bindegewebe einer Papille. Zupfpräparat. Vergr. 930.

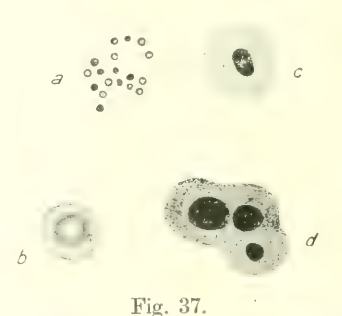


Fig. 37.
Kalkkörper aus dem Bindegewebe des Mantels. Schnittpräparat. *a*, *b*, Orange-G Hämatoxylin; *c*, *d*, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1165.

bei Behandlung mit Säuren zurückbleibt und sich mit basischen Anilinfarbstoffen färbt, bei Erhitzung aber verbrennt.

Daß kohlensaurer und phosphorsaurer Kalk sich mit organischen Substanzen zu bestimmt geformten Körpern umlagern können, gelang Harting auf experimentellem Wege nachzuweisen, indem er ein lösliches Calciumsalz auf Carbonate und Phosphate in einer organischen albuminhaltigen Flüssigkeit einwirken ließ. Es bildeten sich dann ähnliche Körper und Konglomerate, wie sie oben beschrieben wurden. Es traten zuerst Membranen auf, in denen schwarze Punkte sichtbar



Fig. 38.
Bindegewebe am Grunde einer Zwischenleistenrinne (*zlr*) mit Kalkkörnchen (*ka*) und Wanderzellen. Vergr. 555.

wurden, die zu Kugeln heranwuchsen, konzentrische oder exzentrische Schichtung annahmen und schließlich auch zu größeren Konglomeraten zusammenschmolzen, wenn sie sich in ihrem gegenseitigen Wachstum störten. Auch diese künstlichen Kalkgebilde nahmen Farbstoffe pflanzlichen und tierischen Ursprungs auf.

Wie die Kalkkörper im Organismus gebildet werden, darüber existiert nur die Angabe Leuckarts, die auf der Annahme einer direkten Wasseraufnahme ins Blut basiert und nach der die Stoffwechselprodukte innerhalb der Blutlacunen mit dem Kalk des Wassers in Reaktion

treten. Ohne obige Annahme für wahrscheinlich zu halten, bin ich der Ansicht, daß durch das Darmepithel mit den Nahrungsstoffen zugleich auch Kalk aufgenommen wird, der mit Bestandteilen des Blutes eine Verbindung eingeht und im Bindegewebe aufgespeichert wird. — Was die physiologische Bedeutung der Kalkkörper anlangt, so dürften sie zur Schalenbildung Verwendung finden und als Reservematerial im Falle einer Schalenverletzung den in größeren Mengen nötigen Kalk liefern. Die Ansicht von PECK, daß sie »yellow granular food-material destined for the glochidian embryos« darstellten, zu der er wohl durch ihre besonders starke Anhäufung in den Kiemen gelangt ist, dürfte wohl kaum größeren Anklang finden.

2. Wanderzellen.

Im Epithel und auch im darunterliegenden Bindegewebe fallen Massen gelb bis braun gefärbter Concremente auf, die mitunter in großer Zahl auftreten und das gewohnte Bild verwischen können. Die Massen liegen in Zellen eingeschlossen, die man ihrer Natur nach als Wanderzellen bezeichnen kann, da sie im ganzen Körper umherwandern. Die Concremente, die sie einschließen, können verschiedene Form haben; entweder sind es unregelmäßige Körnchen, die meist zu Ballen vereinigt die Zelle anfüllen (Fig. 7, 18, 19, 31, 32, 33, 39*a*), oder es sind ein oder mehrere große homogene Einschlüsse, die mitunter konzentrische Schichtung zeigen können, vorhanden (Fig. 27, 31, 38, 39*b*, *c*). Auch in der Farbe unterscheiden sie sich, je nachdem die Einschlüsse gefärbt oder nicht gefärbt sind. Im letzteren Falle tingieren sie sich mit Eosin und mit Eisenhämatoxylin. Im Gegensatz zu ihnen nehmen die farbigen keine Farbe auf und kommen in allen Nüancen von hellgelb bis dunkelbraun vor. Alle diese verschiedenen Fälle können zusammen in ein und derselben Wanderzelle beobachtet werden. Infolge der Einschlüsse ist der Kern der Wanderzellen oft abgeplattet und liegt ihnen halbmondförmig an. Das Protoplasma tingiert sich nur schwach und tritt der Menge der Einschlüsse gegenüber meist ganz zurück.

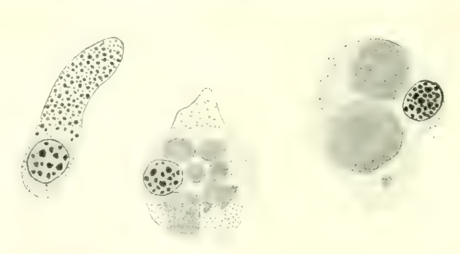


Fig. 39.
Wanderzellen mit verschiedenartig geformtem Inhalt. Vergr. 1165.

Die Wanderzellen mit den eosinophilen Granula beschreibt STENTA

als runde Drüsenzellen, die einen grobkörnigen Inhalt führen und in relativ geringer Zahl im Epithel liegen, wo sie nur die distale Hälfte einnehmen. Die Körnchen färben sich mit Eosin, nehmen aber kein Thionin auf. Ob es Schleimzellen sind, oder ob ihnen excretorische Bedeutung zukommt, konnte er nicht ermitteln. Das Bild, das er davon gibt, macht es sehr wahrscheinlich, daß man es hier mit Wanderzellen zu tun hat. — Die homogenen Einschlüsse sind mehrfach mit Zellkernen verwechselt worden. So fand LIST bei *Mytilus galloprovincialis*: »Zur Zeit des Wachstums der Schale und des Periostracums kann man beobachten, daß in den Amöbocyten oder Wanderzellen der Nucleolus, der in dem rundlichen Kern eingeschlossen liegt, sehr groß ist und durch seine starke Tinctionsfähigkeit mit Eosin sehr auffällt. Zugleich läßt sich eine Wanderung dieser Zellen nach dem Epithel der Außenfläche des Mantels und dem der Außenfalte feststellen. In diesen dahin wandernden Zellen wird der Nucleolus immer größer, vom Chromatin, das sich stets mit Hämalaun distinct blau färbt, sind nur noch wenige Körnchen vorhanden, und schließlich ist alles verschwunden, d. h. an Stelle des Kernes ist ein stark glänzender homogener Körper vorhanden, der sich intensiv, grell leuchtend rot mit Eosin tingiert.« Diese eosinophilen Körper werden dann nach ihm mit zum Aufbau vom Periostracum verwendet. Daß diese Angabe einer Umwandlung des Kernes auf einem Irrtum beruht, erhellt unter anderm daraus, daß man bei *Anodonta* neben dem homogenen eosinophilen Einschlußkörper den sich mit Hämatoxylin kräftig blau färbenden Zellkern liegen sieht.

Nach RUBBEL besteht auf Grund seiner Schnittserien durch *Margaritana*-Perlen der Perlkern »aus mehr oder minder großen Partikeln einer gelben bis gelbbraunen Substanz«, die sich im ganzen Mantel findet, eben den gefärbten Einschlüssen der Wanderzellen. Geraten diese auf ihrer Wanderung durch das Mantelaußenepithel in den Mantelschalenraum, so können die Einschlüsse das Außenepithel zur Secretion anregen und so die Entstehung einer Perle veranlassen.

DE BRUYNE hat sich mit den verschiedenen Blutzellen der Mollusken näher beschäftigt und konnte an überlebenden Stücken des Mantels und der Kiemen von *Anodonta cygnea* (*Unio*, *Mytilus*, *Ostrea*), beobachten, wie solche Wanderzellen mit braunem Inhalt aus dem Bindegewebe ins Epithel drangen. Dies geschah auf zweierlei Weise. Die einen gelangten intercellulär nach außen, indem sie sich zwischen den Epithelzellen hindurchdrängten, während andre in die Epithelzellen hineindrangen und sich intracellulär einen Weg bahnten. Auf

diese Weise entstehen oft gewaltige Zerstörungen; wie diese ausgebessert werden, schildert er folgendermaßen: ». . . les bords de la cavité semblent s'émousser, se gonfler en même temps qu'ils subissent une pression normale aux parois. Il se produit simultanément dans le filament branchial un mouvement d'ensemble (contraction? torsion?), les parois se rapprochent et font disparaître assez rapidement, à l'œil du moins, toute trace de solution de continuité. Il m'est avis qu'il pourrait s'agir ici d'une concrescence des éléments épithéliaux restés sains.« Nach CUÉNOT werden die geschädigten Epithelien wieder ersetzt »par régénération des cellules entamées et aussi par division des cellules saines«, wie er aus den sehr zahlreich vorhandenen Mitosen schließt. DE BRUYNE hat darüber keine Angaben gemacht und auch bei *Anodonta cellensis* wurde keine Teilung der Nachbarepithelzellen beobachtet. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß das verloren Gegangene der Epithelzellen auf die von CUÉNOT angegebene Weise wieder ersetzt wird.

DE BRUYNE ist der Ansicht, daß das Auswandern der Leucocyten ein Excretionsprozeß ist und der Reinigung der Gewebe dient. Daß Wanderzellen oder, wie er sie nennt, Phagocyten Epithelzellen stellenweise wegfressen und so nach außen gelangen, kommt nach ihm daher, daß die Epithelzellen krank wurden und chemotaktisch die Phagocyten anlockten, die schadhaften Stellen zu fressen und nach außen fortzuschaffen. Demselben Zweck dürften wohl auch die Wanderzellen dienen, die M. DE VILLEPOIX in beschädigten Teilen des Mantels in großer Menge antraf und denen er den ersten Schutz des verletzten Gewebes zuschrieb. Ebenso fand sie RASSBACH »an Schnitten durch solche Teile von Epithelien, die sich unter verletzten Stellen regenerierender Schalenteile befanden«; außerdem beobachtete er »an Schnitten durch regeneriertes Periostracum in demselben eingeschlossen degenerierte Amöbocyten« (vgl. Fig. 52). Aus diesem gelegentlichen Vorkommen der Einschlüsse der Wanderzellen in Schalenteilen, hier speziell im Periostracum, kann aber nicht geschlossen werden, daß die Einschlüsse nun überhaupt zum Aufbau der Schale dienten.

Die Wanderzellen mit ihren verschiedenartigen Einschlüssen zeigen im Aussehen volle Übereinstimmung mit den Lymphzellen, die nach GUTHEIL in die Zellen des Darmepithels eindringen und dort die zum Teil schon umgewandelten Nahrungsballen in sich aufnehmen, um dann wieder ins Bindegewebe zurückzuwandern und »eine möglichst gleichmäßige Verteilung von Assimilationsmaterial innerhalb des ganzen Tierkörpers« zu bezwecken. — Eine andre Erklärung für die überall

anzutreffenden Wanderzellen mit ihren Einschlüssen gibt CUÉNOT. Nach ihm stammen die gelben Ballen aus der Pericardialdrüse des Mantels, die wie die Niere excretorischen Charakter hat und in ihren Zellen gelbe Concrementkörner ausscheidet. Diese werden von Amöbocyten aufgenommen, die wieder ins Bindegewebe zurückkriechen, und gelangen dann so mit dem Blutstrom an die äußere Körperoberfläche der Kiemen, der Mundlappen und des Mantels, durch deren Epithelien hindurch sie den Körper verlassen. Demgegenüber gibt BOLTZMANN zwar die Möglichkeit des Transportes der Concremente auf diesem Wege zu, findet aber, daß die mit Excretion angefüllten, funktionsunfähig gewordenen Zellen der Drüse sich ablösen und durch den Pericardialraum und die Niere nach außen gelangen. Wenn nun auch dieser letztere Weg der einfachere und wahrscheinlichere ist, so daß also wohl die gelben Ballen der Wanderzellen nicht aus der Pericardialdrüse stammen werden, so fällt es doch auf, daß die Einschlüsse beider in Form und Farbe übereinstimmen und sich den verschiedensten Reagenzien gegenüber in der gleichen Weise, ebenso übrigens wie auch die Einschlüsse der Niere und der Leber, verhalten.

Untersucht man all diese aus den verschiedensten Organen stammenden Gebilde, die äußerlich schon so sehr übereinstimmen, mikrochemisch, so findet man, daß sie sämtlich allen angewandten Reagenzien hartnäckigen Widerstand entgegensetzen und sich ihnen gegenüber alle gleich verhalten. In Kalilauge wie in Säuren sind sie unlöslich; auf Zusatz von konzentrierter Salzsäure erhält die ursprünglich gelb-braune Farbe einen grünen Schimmer. Beim Erhitzen und Glühen tritt keine sichtbare Änderung ein. Zu ungefähr denselben mikrochemischen Resultaten kam FRENZEL bei seinen Untersuchungen über die Fermentklumpen der Mitteldarmdrüse der Mollusken. Ein Unterschied stellte sich insofern heraus, als FRENZEL durch Glühen seiner Fermentklumpen einen farblosen, in Salzsäure löslichen Rückstand erhielt, während bei *Anodonta* stets ein unlöslicher, gelb gefärbter Rückstand blieb. Wenn sich nun auch hieraus die große Ähnlichkeit der sämtlichen gelben Einschlüsse, was Form, Farbe und Verhalten Reagenzien gegenüber anlangt, ergibt, so ist es doch zweifelhaft, daß alle dieselbe chemische Zusammensetzung haben.

Ähnlich wie STENTA für das von ihm bei *Pinna* beschriebene drüsige Organ, das bei dieser Form die Stelle einer Pericardialdrüse vertritt, neben der Secretion eine Excretion herlaufend beschreibt, und wie es ja für die Niere schon lange bekannt ist, ähnlich möchte ich auch der Mitteldarmdrüse eine solche Doppelfunktion zuerkennen und die gelben

als Fermentklumpen beschriebenen Einschlüsse nicht als das eigentliche der Verdauung dienende Secret, als das sie GUTHEIL ansieht, betrachten, sondern als Excretstoffe. Als Secretionsorgane sondern die drei Organe eine Flüssigkeit ab, die für jedes Organ specifischen Charakter trägt, bei der Niere und vielleicht auch der Pericardialdrüse zur Regulierung des Feuchtigkeitsgehaltes des Körpers abgeschieden wird, bei der Mitteldarmdrüse fermentativen Charakter hat. Daneben fungieren sie als Speicherorgane, indem ihr Epithel Blutbestandteile aufnimmt und in Form der gelben Einschlüsse ausscheidet. Die Zellen üben dabei eine gewisse Wahl aus und nehmen nicht jeden beliebigen Körper auf. Auch die Wanderzellen haben eine solche Doppelfunktion. Einmal holen sie aus dem Darmepithel die Bestandteile der aufgenommenen Nahrung, die dieses selbst nicht verdauen kann oder auch noch nicht ganz verdaut hat, — für letzteres würden die Befunde sprechen, wo man noch Nahrungsballen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen und mit Eosin färben, also wohl Fett enthalten, in ihnen antrifft, — und bringen sie in die verschiedenen Körperregionen, wobei sie sie in geeigneter Weise verarbeiten, denn nur selten sieht man Wanderzellen mit eosinophilen Einschlüssen die Körperepithelien passieren. Anderseits befördern sie die Überbleibsel der aufgenommenen Nahrung aus dem Körper hinaus und nehmen dabei Fremdkörper mit, wie CUÉNOT durch Versuche zeigen konnte; nach Injektionen mit Farblösungen hatten die Wanderzellen diese in sich aufgenommen. Daß die gelben Concremente der Mitteldarmdrüse und Niere (DE BRUYNE) oder der Pericardialdrüse (CUÉNOT) von Wanderzellen herausgeschafft würden, dafür fanden sich in den Präparaten keine sicheren Anhaltspunkte.

Im Gegensatz zu andern sind die Wanderzellen nach CHATIN keine Blutzellen, sondern Bindegewebszellen, die im Blut und Bindegewebe umherschwimmende braune Körperchen fressen und an die Oberfläche transportieren. Es wären dann die »Rundzellen« KOLLMANNS, der die gelben Concretionen als Pigmentmassen auffaßt: »Eine andre Form der Ablagerung von Pigment in den Bindesubstanzzellen besteht in der Häufung größerer gefärbter Concretionen . . ., deren wahre Natur noch zu eruieren ist, die aber wahrscheinlich doch als Pigmentmassen aufzufassen sind. . . . Eine sehr eigentümliche Pigmentablagerung haben die Rundzellen des rotbraunen Organes bei *Anodonta*. Bei diesen ist der Kern diffus gelb gefärbt.« Er hat hier, ähnlich wie LIST, die manchmal als homogene rundliche Körper auftretenden gelben Massen mit dem Kern verwechselt. Auch RAWITZ

beschreibt bei den Arcaceen das Vorkommen von Pigment »in Form von dicht gehäuften braunen Körnern« in den Zellen der Bindesubstanz. — Das in den Epithelzellen des Mantelrandes vorkommende Pigment zeigt allerdings ebenfalls körnige Struktur und gelbe bis braune Farbe, dürfte aber wohl kaum durch Wanderzellen in das Epithel geschafft sein, — wenigstens ließ sich nichts beobachten, was darauf hingedeutet hätte, — sondern in den Epithelzellen selbst durch Umwandlung von Blutbestandteilen unter dem Einfluß von Sauerstoff (Faussek) und Licht (List) gebildet werden.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, auf dessen Anregung ich diese Arbeit vornahm, für das stete, gütige Interesse und seine jederzeit bereite Unterstützung meinen aufrichtigen Dank zu sagen. Auch den Herren Prof. Dr. C. Tönniges und Dr. Harms bin ich für vielerlei Ratschläge, die sie mir während der Ausführung der Untersuchungen zu teil werden ließen, zu Dank verpflichtet.

Marburg i. H., Februar 1913.

Literaturverzeichnis.

1. St. Apáthy, Studien zur Histologie der Naiaden. Nat. Abh. Ungar. Akad. 14. Bd. 1885.
2. D. Barfurth, Der phosphorsaure Kalk der Gastropodenleber. Biolog. Centralblatt. Bd. III. 1883/84.
3. Th. Barrois, Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Lille, L. Danel, 1885.
4. Fr. Boll, Beiträge zur vergl. Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. V. Bd. Suppl.
5. H. Boltzmann, Beiträge zur Kenntnis der Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XVI. 1900.
6. Bronn, Klassen und Ordnungen.
7. C. de Bruyne, De la phagocytose observée, sur le vivant, dans les branchies des Mollusques lamellibranches. Compt. Rend. T. CXVI. 1893.
8. — Contribution à l'étude de la phagocytose. Arch. de Biologie. T. XIV. 1896.
9. J. Carrière, Die Fußdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibranchier und Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.
10. — Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchier. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1879.
11. J. Th. Cattie, Über die Wasseraufnahme der Lamellibranchier. Zool. Anzeiger. Bd. VI. 1883.

12. J. CHATIN, De la phagocytose chez les Huîtres. Compt. Rend. T. CXXII. 1896.
13. L. CUÉNOT, L'excrétion chez les Mollusques. Arch. de Biologie. T. XVI. 1900.
14. ERMAN, Über die automatische Undulation der Nebenkiemen einiger Bivalven. Abh. d. königl. Akak. d. Wissensch. Berlin 1833.
15. V. FAUSSEK, Über die Ablagerung des Pigmentes bei Mytilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV. 1898.
16. FLEISCHMANN, Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1885.
17. W. FLEMMING, Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V.
18. — Untersuchung über Sinnesepithelien der Mollusken. Ibid. Bd. VI.
19. — Über Bindesubstanz und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Ibid. Bd. XIII.
20. — Bemerkungen hinsichtlich der Blutbahnen und der Bindesubstanz bei Naiaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX.
21. JOH. FRENZEL, Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. I. Teil: Allg. Morphologie und Physiologie des Drüsenepithels. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. XLVIII. 1886.
22. — II. Teil: Spezielle Morphologie des Drüsenepithels. Ibid. Bd. LX. 1893.
23. A. VAN GEHUCHTEN, Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.
24. J. GEORGÉVITCH, Recherches sur les glandes du pied des Lamellibranches. Genève. Diss. 1895.
25. H. GRIESSBACH, Über das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei Naiaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII.
26. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.
27. GROBBEN, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchier. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. VII. 1888.
28. — Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamell. 1891. Ibid. Bd. IX.
29. F. GUTHEIL, Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.
30. — Über den Darmkanal und Mitteldarmdrüse von Anod. cell. Schröt. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XCIX.
31. A. GURWITSCH, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.
32. R. HANITSCH, Die Wasseraufnahme bei Cyclas und Anodonta. Diss. Jena. 1884.
33. P. HARTING, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Verhand. d. Koninkl. Akad. van Wetenschappen. Dertiende Deel. Amsterdam 1873.
34. J. HAZAY, Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biol. Teil. Malakozool. Blätter. N. F. Bd. IV. Cassel 1881.
35. F. HERMANN, Über regressive Metamorphosen des Zellkerns. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
36. TH. V. HESSLING, Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1859.

37. H. v. Jhering, Über Hautdrüsen und Hautporen der Gastropoden. Zool. Anz. Bd. XII. 1878.
38. Janssens, Les branchies des Acéphales. La Cellule. T. IX. 1893.
39. Kollmann, Pori aquiferi und Intercellulargänge im Fuße der Lamell. und Gastropoden. Verh. d. naturf. Gesellsch. Basel. Bd. VII. 1885.
40. — Die Bindesubstanz der Acephalen.
41. A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere: Molluska.
42. F. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Troschel, Arch. f. Naturgesch. 42. Jahrg. Bd. I. Berlin 1876.
43. — Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
44. J. H. List, Becherzellen im Blasenepithel der Amphibien. Biol. Centralblatt.
45. — Über Becherzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.
46. — Zur Kenntnis der Drüsen im Fuße von Thetys. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.
47. Th. List, Über den Einfluß des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. VIII. 1899.
48. — Die Mytiliden des Golfes von Neapel. 1. Teil. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 27. Monographie. 1902.
49. F. Müller, Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Diss. Breslau 1885.
50. Paneth, Über die secernierenden Zellen des Darmepithels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.
51. Posner, Über den Bau der Naiadenkieme. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.
52. R. Rassbach, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Teichmuschel. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.
53. — Beiträge zur Kenntnis der Schale u. Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.
54. B. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen. 1. Ostreacea. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXII. 1888.
55. — 2. Arcacea, Mytilacea, Unionacea. Ibid. Bd. XXIV. 1890.
56. — 3. Siphoniata; Epicuticulabildung; Allgemeine Betrachtungen. Ibid. Bd. XXVII. 1892.
57. A. Rubbel, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Flußperlmuschel. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.
58. — Die Entstehung der Perlen bei Margaritana margaritifera. Ibid.
59. — Über Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXXII. 1911.
60. — Beobachtung über die Bildung der Perlen bei Anodonta. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.
61. Schiefferdecker, Zur Kenntnis des Baues der Schleimdrüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII.
62. P. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme bei Lamell. u. Gastropoden. I. Mitt. a. d. zool. Stat. z. Neapel. Bd. V. Leipzig 1884. II. Ibid. Bd. VII. Berlin 1886/87.
63. F. E. Schulze, Epithel und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.
64. Camillo Schneider, Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902.

65. SIMROTH, Die Sinneswerkzeuge unsrer einheim. Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.
66. W. STEMPELL, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Diss. Berlin.
67. M. STENTA, Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraume der Lamell. Arb. a. d. zool. Inst. Wien. Bd. XXIV. 1903.
68. — Über ein drüsiges Organ der Pinna. Ibid. Bd. XVI. 1906.
69. PH. STÖHR, Lehrbuch der Histologie 1887.
70. — Über Schleimdrüsen. Festschrift f. A. KÖLLIKER. Leipzig 1887.
71. G. TECHOW, Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXI. 1911.
72. J. THIELE, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
73. F. H. TROSCHEL, Über die Brauchbarkeit der Mundlappen u. Kiemen zur Familienunterscheidung. Arch. f. Naturgesch. 13. Jahrg. Berlin 1847.
74. T. TULLBERG, Studien über den Bau u. das Wachstum des Hummerpanzers u. der Molluskenschalen. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XIX.
75. M. DE VILLEPOIX, Recherches sur la formation et l'acroissement de la coquille des Mollusques. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. T. XXVIII. 1892.
76. H. WALLENGREN, Zur Biologie der Muscheln. I. Die Wasserströmungen. II. Die Nahrungsaufnahme. Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlinger. N. F. Bd. XVI. Nr. 2 und 3. Lund 1905.
77. E. WASSERLOOS, Die Entwicklung der Kiemen bei Cyclas cornea. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXXI. 1910.

Buchstabenerklärung.

aaep, Außenepithel der Mantelrandaußenfalte;
aep, Außenepithel des Mantels;
af, Außenfalte des dorsalen Mantelschlitzes;
aiep, Innenepithel der Mantelrandaußenfalte;
ak, äußere Kieme;
am, Adduktormuskel;
as, Analsipho;
b, Basis der Mundlappen;
bi, Bindegewebe;
bm, Basalmembran;
bs, Branchialsipho;
ca, Kanal;
dep, Enddarmepithel;
dmr, dorsale Mantelrinne;
dms, dorsaler Mantelschlitz;
ep, Epicuticula;
es, epitheliale Schleimzelle;
f, Periostracumfalten;
fu, Fuß;
fz, Flimmerzellen;
h, helle Schicht;
H, Rückseite einer Leiste;
hr, Hinterrand der Mundlappen;
i, Intercellularen;
iep, Innenepithel des Mantels;
if, Innenfalte des dors. Mantelschlitzes;
ik, innere Kieme;
isf, Intersiphonalfalte;
ka, Kalk;
la, Lacune;
lbl, LANGERsche Blase;
lep, Ligamentepithel;
li, Ligament;
liep, Leistenepithel;
lm, längsgetroffene Muskulatur;

ma, Mantel;
maep, Außenepithel der Mantelrandmittelfalte;
mf, Mittelfalte des dorsalen Mantelschlitzes;
miep, Innenepithel der Mantelrandmittelfalte;
mhep, Mantelhaftepithel;
ml, Mantellinie;
mlaep, Mundlappenaußenepithel;
msz, mittlere Seitenzone;
mul, Mundlappen;
nep, Nahtepithel;
nyep, Nymphenleistenepithel;
osz, obere Seitenzone;
pa, Papillen;
pe, Periostracum;
pi, Pigment;
pm, Perlmutterschicht;
pr, Prismenschicht;
pz, Pinzelzelle;
qm, quergetroffene Muskulatur;
raf, Mantelrandaußenfalte;
res, regenerierende Schleimzelle;
rif, Mantelrandinnenfalte;
rmf, Mantelrandmittelfalte;
rz, Randzone;
sb, Sinnesborsten;
sch, Schale;
se, Secret;
sl, Schlußleisten;
ss, subepitheliale Schleimzelle;
ufr, unterer freier Rand der Mundlappen;
usz, untere Seitenzone;
V, Vorderseite der Leisten;
viep, vorderes Innenepithel der Mundlappen;
wu, Drüsenwulst;
wz, Wanderzellen;
zlr, Zwischenleistenrinne.

Über schwarz-rote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Gobiiden.

Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen[1].

Von

Professor Dr. med. et phil. **E. Ballowitz,**

Direktor des anatomischen Instituts der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster i. W.

Mit 25 Figuren im Text und Tafel VIII—XII.

Inhaltsverzeichnis.

---

[1] Vgl. E. Ballowitz, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophorenvereinigungen bei Knochenfischen. Mit Tafel XIV—XVIII. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. 1913. Derselbe, Über chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen. Mit 15 mikrophotographischen Abbildungen. Anatomischer Anzeiger. Bd. XLII. Nr. 7/8. 1912. Derselbe, Über schwarz-rote Doppelzellen und andre eigenartige Vereinigungen heterochromer Farbstoffzellen bei Knochenfischen. Mit 29 mikrophotographischen Abbildungen. Anatomischer Anzeiger. Bd. XLIV. Nr. 5. 1913. Derselbe, Über chromatische Organe, schwarz-rote Doppelzellen und andre eigenartige Chromatophorenvereinigungen, über Chromatophorenfragmentation und über den feineren Bau des Protoplasmas der Farbstoffzellen. Mit Demonstrationen. Mit 4 Textfiguren. Vortrag gehalten auf der 27. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft am 25.—29. Mai 1913 in Greifswald. Verhandl. der Anatomischen Gesellschaft auf der 27. Versammlung in Greifswald. G. Fischer, Jena, 1913.

I. Einleitung.

Alle Autoren, welche sich mit den mikroskopischen und physiologischen Vorgängen[1] bei dem Farbenwechsel der Knochenfische beschäftigt haben, gehen von der Voraussetzung aus, daß der oft so auffällige Farbenwechsel durch Farbstoffzellen, die sogenannten Chromatophoren, bedingt wird; diese Chromatophoren, so nahm man bisher an, liegen als einfache, mit einem oder zwei, selten mehr Kernen ausgestattete, selbständige Zellen voneinander isoliert in der Lederhaut der Fische und stehen nur durch die sie innervierenden Nerven[2] miteinander in Zusammenhang. Organartige Zusammenlagerungen von Farbstoffzellen, Kombinationen verschiedenartiger Chromatophoren, wie sie bei den Krebstieren beschrieben worden sind, waren bisher bei den Knochenfischen unbekannt.

[1] Vgl. die übersichtliche Literaturbesprechung von G. van Rynberk, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion). Ergebnisse der Physiologie, herausgegeb. von L. Asher und K. Spiro. V. Jahrgang. 1906.

[2] Vgl. hierüber E. Ballowitz, Die Innervation der Chromatophoren, mit Demonstrationen. Verhandl. der Anatomischen Gesellschaft auf der 7. Versammlung in Göttingen, 1893. Derselbe, Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI. 1893.

In einer früheren, in dieser Zeitschrift erschienenen Abhandlung[1] habe ich nachgewiesen, daß die histologischen Verhältnisse bei dem Farbenwechsel der Knochenfische denn doch nicht immer so einfache sind, wie man bisher glaubte, daß vielmehr kompliziert zusammengesetzte Chromatophorenvereinigungen in der Fischhaut allgemeiner verbreitet vorkommen und förmliche kleine, vielzellige »chromatische Organe« bilden; in der erwähnten Abhandlung habe ich diese von mir aufgefundenen Organe an dem Beispiel eines Knochenfisches, des *Trachinus vipera*, eingehend beschrieben. Fortgesetzte Untersuchungen führten mich alsdann zu der Entdeckung von Erythrophoren besonderer Art mit alkoholbeständigem, rotem Pigment[2].

Da die Färbung und der Farbenwechsel der Fischhaut nach den einzelnen Gattungen der Knochenfische ganz außerordentlich verschieden ist, so hegte ich von vornherein die Vermutung, daß auch die Chromatophorenvereinigungen nicht nach einem und demselben Typus gebaut wären, sondern auch wohl mannigfach variieren würden. Diesen Abweichungen nachzuspüren, reizte mich um so mehr, als das Studium der oft prächtig gefärbten Chromatophoren an sich sehr anziehend ist und dem Forscher eine Fülle von Problemen darbietet.

Meine Vermutung hat sich denn auch alsbald bestätigt, wie aus den folgenden Mitteilungen hervorgehen wird.

Für diese Abhandlung habe ich mir als Studienobjekt zwei Vertreter der artenreichen Gattung *Gobius* gewählt, und zwar den *Gobius minutus* L. und *Gobius pictus* Malm. Die Beobachtungen, welche ich an den Chromatophorenvereinigungen dieser Fische machte, haben nicht allein Beziehung zur Lehre von der Färbung und dem Farbenwechsel der Fische, sondern beanspruchen, wie ich glaube, auch ein hohes Interesse für unsre Kenntnis von der Zelle und der Zellenstruktur überhaupt.

Ich begann diese Untersuchungen während eines Studienaufenthaltes an der Biologischen Anstalt auf Helgoland im August und September 1910 und setzte sie in den großen Ferien des vorigen (1911) und des verflossenen Jahres (1912) auf Helgoland fort. Außerdem machte mir die Helgoländer Biologische Anstalt in sehr dankenswerter

---

[1] E. Ballowitz, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophorenvereinigungen bei Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. 1913 — Derselbe, Über chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen. Anatomischer Anzeiger. Bd. XLII. Nr. 7/8. 1912.

[2] E. Ballowitz, Über Erythrophoren besonderer Art. Mit Tafel XIV. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXII, Abt. I. 1913.

Weise zahlreiche Sendungen lebender Fische, welche ich einige Zeit in einem im hiesigen anatomischen Institut hergerichteten Seewasser-aquarium lebend erhielt und frisch getötet untersuchte.

Da die roten und gelben Lipochrome der farbigen Pigmentzellen nach dem Tode sehr bald zugrunde gehen, in Alkohol leicht löslich sind und sich daher nicht gut konservieren lassen, war ich gezwungen, meine Studien meist am überlebenden Gewebe des frisch getöteten Tieres zu machen, was diese Untersuchungen sehr erschwerte und verlangsamte. Auch fast alle Zeichnungen sind nach dem frischen, lebenden Gewebe angefertigt. Von dem dekapitierten oder durch Herausschneiden des Herzens getöteten Fisch wurden sofort Hautstückchen vorsichtig abpräpariert, in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglas ausgebreitet und sogleich mikroskopisch untersucht.

Die Konservierung der frischen Hautstücke in konzentrierter Glyzerinlösung gelingt nur unvollkommen, da die farbigen Chromatophoren sich darin sehr bald stark verändern. Dagegen erhielten sich die in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglas befindlichen Präparate nach Abschluß des Deckglases durch einen gut sitzenden Wachsring oft einige Tage in gutem Zustande; die Melanophoren blieben sogar in diesen Präparaten oft bis 24 Stunden lebend und zeigten so lange die Körnchenströmungen.

Im ganzen verarbeitete ich von beiden *Gobius*-Arten zusammen über 100 meist frisch gefangene Fische verschiedener Größe, von denen die meisten *Gobius minutus* waren.

Die Exemplare von *Gobius minutus* hatten meist eine Länge von 5—8 cm, eine Anzahl war aber auch wesentlich kleiner, 3—4cm lang. Von *Gobius pictus*, der an sich kleiner bleibt als *G. minutus*, standen mir nur Exemplare von $2^1/_2$—4 cm zur Verfügung und auch nur im letzten Jahre, da dieser Fisch erst kürzlich bei Helgoland entdeckt worden ist.

Zur Konservierung dienten 70, 80 und 90%iger, sowie absoluter Alkohol, 4%ige Formalinlösung und Eisessig-Sublimatlösung (5% Eisessig); doch war dieses Material nur für das Studium der Melanophoren und Iridocyten brauchbar.

II. Färbung und Farbenwechsel von Gobius minutus L. und G. pictus Malm. nebst einigen biologischen Notizen.

Bevor ich mit der Schilderung der Chromatophoren beginne, ist es erforderlich, nähere Angaben über die Färbung dieser Fische zu machen.

Die Grundfärbung ihrer Haut ist im wesentlichen grau durchscheinend und sehr unansehnlich. Als ich diese Fische zum ersten Male zur Untersuchung hernahm, ahnte ich daher nicht, daß ich an ihnen eine so überraschende Menge von interessanten und hochwichtigen neuen Tatsachen auffinden würde.

Mit bloßem Auge näher betrachtet, zeigt die Haut bei beiden Arten zwei verschiedene Färbungen, welche, wie wir sehen werden, der Hauptsache nach auch durch ganz verschiedene Chromatophoren und Chromatophorenvereinigungen hervorgerufen werden.

Zunächst und am meisten fallen schwärzliche und schwarzbraune bis ziegelrote Fleckchen und feinere, lineare, zusammenfließende oder auch stippchenartige Zeichnungen auf, die der Oberseite und den Seiten von Rumpf und Kopf angehören, aber auch den Rückenflossen und der Schwanzflosse nicht fehlen. Sie verleihen diesen Teilen eine zart marmorierte, graurötliche Gesamtfärbung, während die Bauchseite von Kopf und Rumpf ungefärbt erscheint und nur den Silberglanz des Argenteums fleckenweise aufweist. Der hintere Teil des Kopfes sieht mehr rötlich aus. Seitlich am Rumpf in der Nähe der Seitenlinie sind die dunklen Flecken meist ein wenig größer und in einer Reihe angeordnet, sie besitzen hier eine unregelmäßige Form.

Dazu kommen dann zweitens zerstreute, kleine, eigentlich nur bei auffallendem Sonnenlicht deutlich hervortretende, metallisch glänzende, irisierende Stellen. Am Kopf und besonders in der Scheitelgegend sind diese Glanzstellen zwischen den schwarzbraunen Färbungen unregelmäßig eingestreut; auf dem Rücken bilden sie, insbesondere bei *Gobius pictus*, mehrere sattelförmige, nach unten gegen die Mittellinie sich verschmälernde und dort aufhörende, unscheinbare Binden, finden sich hier aber auch sonst zerstreut. An der Bauchseite ist stellenweise ein einfacher Silberglanz eines unvollständigen Argenteums erkennbar; ebenso sind an der Brust- und Bauchflosse entlang manchen Strahlen goldige, irisierende Linien vorhanden.

Gobius minutus L. und *Gobius pictus* Malm. ähneln sich sehr und sind schwer voneinander zu unterscheiden, wie auch Holt und Byrne[1] hervorheben. Nach diesen Autoren ist das sicherste und leichteste Unterscheidungsmerkmal die Färbung der vorderen Rückenflosse; bei *G. minutus* besitzt diese am hinteren Rande nur einen größeren schwarzen oder schwarzblauen Fleck, während sie bei *G. pictus* eine

[1] E. W. L. Holt and L. W. Byrne, The British and Irish Gobies. Report on the Sea and Inland Fisheries of Ireland for 1901. Part II. Scientific investigations. Dublin 1903.

oder mehrere Reihen von schwarzen Flecken aufweist. Dazu kommt, daß bei letzterem die Flecken am Körper zahlreicher und dunkler sind und besonders seitlich und am Kopf schärfer begrenzt erscheinen; dadurch sieht *G. pictus* etwas bunter aus. Auch traten an den Helgoländer Exemplaren die sattelförmigen Metallstreifen auf dem Rücken deutlicher abgegrenzt hervor. Überhaupt waren die Flecken am Rücken und den Seiten des Rumpfes in mehr ausgeprägten, etwas schrägen Querbinden gestellt. An der vorderen Rückenflosse fanden sich außer dem hinteren, größeren, dunklen Fleck noch zwei Reihen kleinerer dunkler Flecke. Auf dem Scheitel fiel bei *G. pictus* in der Mittellinie dicht hinter den Augen meist ein bläulich-grünlicher, glänzender Fleck auf. Schließlich bleibt *G. pictus* hinter der andern Art an Größe zurück; nach Holt und Byrne wird *G. minutus* 80 mm, *G. pictus* dagegen nur 55 mm lang.

Während der Brunstzeit wird bei den Männchen die Färbung lebhafter; vor allem tritt an den Rückenflossen eine schöne blaue Färbung auf, die späterhin sehr abblaßt.

Bei der Durchsichtigkeit der Tiere werden auch die im Innern des Körpers befindlichen, tiefere Organe umgebenden Pigmentmassen sichtbar und beeinflussen die Gesamtfärbung. So schimmert besonders bei *G. pictus* das im hinteren Teile stark pigmentierte Peritonaeum durch und verursacht am Rumpf hinter der Gegend der Brustflossen einen großen, dreieckigen, schwärzlich-bräunlichen Fleck, der seine Spitze nach hinten hin kehrt. Ferner scheint, auch wieder bei *G. pictus*, das Pigment des Wirbelkanals durch und ruft in der Tiefe hinter dem dreieckigen Peritonaealfleck vier braunrote Streifen hervor, deren letzter an der Basis der Schwanzflosse im Innern liegt.

Vor allem aber macht sich in der Scheitelgegend des Kopfes aus der Tiefe heraus ein dunkler, großer Fleck sehr geltend. Er besitzt die ausgesprochene Form eines Rhombus, dessen längster Durchmesser genau in der Mittellinie verläuft. Wenn man hier die Haut mit den Muskeln abpräpariert und die Schädeldecke freilegt, so stellt man fest, daß die Pigmentierung der Hirnhaut unter der Schädeldecke angehört und in der Mittellinie dicht vor der Mitte des Rhombus eine kleine helle Stelle freiläßt. Durch diese tiefere Pigmentierung erscheint der Kopf hinter den Augen dunkler als der benachbarte Rückenteil. Man kann dieses rhombische Schädelstück leicht herausschneiden, wobei die pigmentierte Hirnhaut in natürlicher Lage und Fixierung an der Innenfläche des Knochens sitzen bleibt. Es sei vorausgeschickt, daß die Pigmentzellen dieser Hirnhaut merkwürdigerweise fast genau

dieselbe Anordnung aufweisen, wie die Chromatophoren der Haut. Ich habe daher auch diese Hirnhautzellen berücksichtigt und durch ihr Studium sehr wertvolle Ergebnisse erhalten, wie die folgenden Mitteilungen zeigen werden.

Schließlich sei noch erwähnt, daß sich seitlich am Kopf die Kiemen geltend machen und den entsprechenden Kopfteilen eine rötliche Färbung verleihen.

Die geschilderte Färbung, auch die der tieferen Pigmentierungen, ist sehr veränderlich und einem weitgehenden Farbenwechsel unterworfen, der abhängig ist von der Färbung des Untergrundes. Bringt man die Tiere, wenn sie weiter nicht beunruhigt sind, auf eine helle Unterlage, etwa in einen weißen Porzellanteller, so blassen sie sehr stark ab und werden fast ganz durchsichtig. Umgekehrt wird auf dunkler Unterlage die Färbung dunkel, und treten die Flecken alsdann sehr deutlich hervor. Dieser Farbenwechsel kann sehr schnell erfolgen; die dunklen Pigmentzellen können ihr Pigment fast momentan ausbreiten und wieder auf kleinem centralem Raum konzentrieren, wie mir direkte Beobachtungen gezeigt haben. Indessen will ich hier auf die physiologischen Vorgänge des Farbenwechsels nicht eingehen, da ich darüber an andrer Stelle berichten werde.

Was schließlich noch die Lebensweise der beiden *Gobius*-Arten anbetrifft, so war Herr Dr. W. Mielck von der Biologischen Anstalt in Helgoland so freundlich, mir die folgenden Angaben zu machen, wofür ich ihm hier meinen herzlichen Dank ausspreche. Herr Dr. Mielck schreibt mir: »Was die Lebensweise der bei Helgoland vorkommenden Gobiiden, *G. minutus* und *G. pictus*, anbetrifft, so unterscheiden sie sich wesentlich. Wir fischen sie eigentlich niemals gleichzeitig.

G. pictus lebt auf felsigen, algenbewachsenen Gründen, namentlich der Westküste von Helgoland, und sucht sich Verstecke zwischen Geröll und Felsspalten, aus denen er auf Beute lauernd hervorschaut und in die er nach Ergreifung der Beute schnell wieder zurückkehrt.

G. minutus gehört dagegen weichem Boden an und scheint im allgemeinen auch nicht in so flaches Wasser zu kommen wie *G. pictus*. *G. minutus* pflegt sich häufig, ähnlich wie *Trachinus vipera*, in den Sand einzuwühlen, nur die Augen frei, während ich bei einem sich zu verstecken suchenden *G. pictus* niemals eine grabende oder wühlende Tätigkeit bemerkt habe. Die verschiedenen Wohngebiete der beiden Arten kommen ja schon in ihrer Färbung zum Ausdruck.

G. minutus ist viel verbreiteter als *G. pictus*, wir fischen ihn überall

auf befischbaren Gründen mit der Kurre, während ich *G. pictus* niemals anderswo gesehen habe, als an der Küste von Helgoland.«

Daß *Gobius pictus* in andern Meeresgegenden auch eine andre Lebensweise führen und Sandbewohner werden kann, geht aus den Mitteilungen von Holt und Byrne hervor, welche *G. pictus* an den Küsten von Irland auf feinem und grobem Sande, zwischen *Zostera* und auf muscheligem oder sogar kiesigem Grunde fanden; nach diesen Autoren zieht er dort Sand vor.

III. Untersuchung der Haut mit der Lupe und mit schwachen mikroskopischen Vergrößerungen.

Wie ich im vorigen Kapitel ausgeführt habe, sind in der Haut, so unscheinbar sie auch aussieht, schon mit bloßem Auge bei näherem Hinsehen zwei verschiedene Färbungen festzustellen, schwärzliche bis braunrote Flecken und Stippchen und dazwischen metallisch irisierende Stellen. Es sei von vornherein bemerkt, daß für uns nur die Färbungen auf dem Rücken und an den Seiten von Kopf und Rumpf in Betracht kommen, da der oben erwähnte Gold- und Silberglanz der irisierenden Stellen am Bauche nur durch einfache Guaninzellen und Xanthophoren bedingt wird, die nichts besonderes darbieten.

Näheren Aufschluß über die die erwähnten beiden Färbungen verursachenden Elemente erhält man schon bei einfacher Betrachtung des Fisches mit schwachen Lupen, etwa der Leitzschen Präparierlupe von achtfacher Vergrößerung. Man stellt da zunächst fest, daß die Chromatophoren und Chromatophorenvereinigungen isoliert liegen und durch pigmentfreie Räume von einander getrennt werden, in welchen das tiefere Gewebe durchscheint. Hierdurch werden die beiden Gobiiden zu einem ähnlich günstigen Untersuchungsobjekt wie der von mir früher näher studierte Teleostier *Trachinus vipera*.

Sodann erkennt man bei Lupenvergrößerung sofort zweierlei.

Zunächst sieht man, daß den schwärzlichen und braunroten Flecken große, reichverzweigte Farbstoffzellen entsprechen, welche in eigentümlicher Weise fast überall schwarze und rote Äste durcheinander besitzen; auch ihr Körper zeigt in verschiedener Weise diese beiden Farben nebeneinander. Die schwarz-roten Farbstoffzellen sind auf dem Rücken und an den Seiten bis unter die Seitenlinie hinunter entsprechend den Schuppenbegrenzungen im allgemeinen in Reihen angeordnet, welche kleine, meist annähernd rhombische Felder begrenzen, von denen ein jedes einer Schuppe entspricht. Auf dem Scheitel und am Kopf sind sie mehr gruppenweise verteilt. In meiner im Ana-

tomischen Anzeiger erschienenen[1] vorläufigen Mitteilung bringt das Mikrophotogramm der Fig. 1 diese lineare Anordnung zwischen den rhombischen Feldern sehr deutlich zur Anschauung. Hier und da werden auch vereinzelte schwarz-rote Vereinigungen in den Feldern selbst angetroffen.

Die zweite, schon bei Lupenvergrößerung auffällige Eigentümlichkeit betrifft die irisierenden Flecken, welche bei Besichtigung des Rückens und der Seiten von Kopf und Rumpf mit bloßem Auge im Sonnenlicht hervortraten. Man findet an diesen Stellen unter der Lupe zahlreiche kleine, metallisch schimmernde Fleckchen mit prachtvollem, goldig-grünem oder auch leicht bläulichem Glanze. Diese pünktchenartigen Fleckchen liegen voneinander isoliert und bilden größere und kleinere Gruppen oder auch Reihen; hier und da können auch einmal zwei oder mehrere Metallfleckchen dicht an einander rücken. Innerhalb dieser Gruppen fehlen gewöhnlich die schwarz-roten Farbstoffzellen.

Das Merkwürdigste an diesen Metallfleckchen, was bei Lupenvergrößerung auch sofort sehr auffällig wird, ist der Umstand, daß fast in jedem Fleckchen ein Melanophor als sehr deutliches, schwarzes Pünktchen liegt. Je nach dem Ausdehnungszustande der dunklen Pigmentmasse ist dieses schwarze Pünktchen größer oder kleiner; untersucht man bei auffallendem, hellem Licht, erscheint es fast immer ganz klein. Gewöhnlich sitzt nun dieser Melanophor genau in der Mitte des Metallfleckchens, hier und da auch etwas exzentrisch. Seltener sieht man in etwas größeren Metallflecken zwei oder gar drei dunkle Pünktchen, welche sich dann alle außerhalb der Mitte befinden. Außer dem centralen Melanophor in den Flecken finden sich zwischen den letzteren hier und da auch noch völlig isolierte Melanophoren.

Diese mit centralem schwarzen Punkt versehenen Metallfleckchen sind nun bei den älteren Tieren am schönsten und regelmäßigsten ausgebildet und auch am zahlreichsten in der Scheitelgegend des Kopfes und innerhalb der irisierenden Stellen des Rückens und der oberen Teile der Seitenflächen des Rumpfes; in den unteren Abschnitten der letzteren werden die Metallfleckchen unregelmäßiger und lassen hier oft den Melanophoren vermissen. Auch bei den kleineren, jungen Tieren sind sie weniger regelmäßig, weil sie hier noch nicht zur vollen Entfaltung gekommen sind.

---

[1] E. Ballowitz, Über schwarz-rote Doppelzellen und andre eigenartige Vereinigungen heterochromer Farbstoffzellen bei Knochenfischen. Mit 29 mikrophotographischen Abbildungen. Anatomischer Anzeiger. Bd. XLIV. Nr. 5, 1913.

Greift man nun zu schwächeren mikroskopischen Vergrößerungen und untersucht ein abpräpariertes Hautstück etwa von der Stirngegend, so findet man die beiden oben erwähnten Unterschiede bestätigt, erkennt aber an den metallisch glänzenden Flecken sofort, daß diese keine einfachen Bildungen sind, sondern Vereinigungen von oft zahlreichen schmalen Iridocyten, welche sich mit einem Ende sternförmig zusammenstellen und so zierliche Rosetten bilden; in der Mitte einer jeden Rosette liegt gewöhnlich ein Melanophor. Dazu gesellen sich dann noch mehr oder weniger zahlreiche gelbe Chromatophoren, welche dem ganzen Fleck den schönen goldigen Glanz verleihen.

Diese Metallfleckchen werden also gebildet durch sternförmige Vereinigungen von drei verschiedenen Chromatophorenarten und zwar den Iridocyten, den Xanthophoren und einem oder mehreren Melanophoren; daß es damit bisweilen noch nicht sein Bewenden hat, werden wir später sehen.

Schon diese Voruntersuchung hat uns mithin belehrt, daß bei unsern Gobiiden zwei verschiedene Arten von Chromatophorenvereinigungen vorkommen, welche den verschieden gefärbten Hautstellen genau entsprechen und zwar

1) doppelzellenartige Chromatophorenvereinigungen von Melanophoren und Erythrophoren an den braunrot gefärbten Stellen und
2) sternförmige Kombinationen von Iridocyten, Xanthophoren und Melanophoren innerhalb der oben bezeichneten irisierenden Hautstellen an Kopf und Rumpf.

Meine Aufgabe ist nun, die Verhältnisse dieser beiden Chromatophorenkombinationen, der schwarz-roten und der sternförmigen, näher zu schildern und durch eingehende mikroskopische Untersuchung klar zu legen. Bevor ich aber hiermit beginne, halte ich es für geboten, die bei unsern Gobiiden in isoliertem Zustande überhaupt vorkommenden Chromatophorenarten näher zu beschreiben, da diese durch ihre Zusammenlagerung ja die obigen Kombinationen bilden.

Wenn wir daher von den Chromatophorenkombinationen zunächst absehen, so werden in der Haut die folgenden Farbstoffzellen beobachtet:

1) Melanophoren, Chromatophoren mit schwarzem bzw. braunschwarzem Pigment.
2) Iridocyten (Pouchet), Chromatophoren mit irisierenden Guaninkristallen.

3) Erythrophoren bzw. Erythrophorenvereinigungen, Chromatophoren mit rotem Pigment (Lipochrom);
4) Xanthophoren, Chromatophoren mit gelbem Pigment (Lipochrom);

dazu kommen

5) Mischformen zwischen den Xanthophoren und den Erythrophoren, da die letzteren, wie wir sehen werden, aus den ersteren hervorgehen.

Alle diese Chromatophoren und auch ihre Vereinigungen liegen, wie senkrecht zur Hautoberfläche geführte Schnitte zeigen, in der tiefsten Lage des Coriums, dort, wo sonst das Stratum argenteum gefunden wird.

Es sei betont, daß die unter 1—4 aufgeführten Chromatophoren an den oben genannten Hautstellen in isoliertem Zustande nur sehr spärlich vorkommen; vielmehr sind die Farbstoffzellen hier fast alle zu Kombinationen zusammengelagert. Was von den isolierten Chromatophoren in dem nächsten Kapitel gesagt wird, gilt auch durchaus für die einzelnen Zellelemente der Chromatophorenvereinigungen.

IV. Spezielle mikroskopische Untersuchung der isoliert liegenden Chromatophoren.

Bevor ich auf die mikroskopischen Einzelheiten eingehe, hebe ich an dieser Stelle hervor, daß ich durch meine Studien an den lebenden Farbstoffzellen der Gobiiden, insbesondere derjenigen der Hirnhaut, zu ganz neuen Anschauungen über den feinsten Aufbau dieser Zellen und die Ursachen der Körnchenbewegung in ihnen gekommen bin. Ich habe die Überzeugung gewonnen, daß der Zellkörper der Chromatophoren kanalisiert ist und durchzogen wird von außerordentlich vielen, äußerst feinen Kanälchen, die unter sich kommunizieren. In diesen Kanälchen strömt das Pigment. Die sehr zarten, plasmatischen Wandungen dieser Kanälchen sind contractil. Durch die Contraction der Wandungen, abwechselnd mit ihrer Erschlaffung, wird die Körnchenströmung erzeugt. Diese Strömung habe ich nicht allein an den Pigmentkörnchen bzw. Pigmenttröpfchen der Melanophoren, Erythrophoren und Xanthophoren studiert, sondern auch an den Kristallen der Iridocyten festgestellt. Daß dieses kanalisierte, vom Pigment durchströmte Protoplasma der Farbstoffzellen an Ort und Stelle im Gewebe liegen bleibt und keine amöboiden, wechselnden Fortsätze ausstreckt, wie irrtümlicherweise von mancher Seite noch immer an-

genommen wird, ist für mich eine schon längst feststehende Tatsache[1] und bedarf hier keiner weiteren Ausführung. Auf die Begründung der oben angedeuteten Thesen gehe ich hier nicht ein, da ich sie an andrer Stelle bringen werde. Ich wollte diese meine Anschauungen aber vorweg betonen, bevor ich auf die Einzelbeschreibung eingehe, da sie für alle aufgeführten Chromatophoren Geltung haben; ich kann mich daher bei Beschreibung ihres feineren Baues in den späteren Kapiteln kurz fassen.

Schließlich sei hinsichtlich der farbigen Abbildungen der Tafeln erwähnt, daß der Farbenton der einzelnen Chromatophoren bei allen, mit Ausnahme der Iridocyten, möglichst genau wiedergegeben ist. Bei den farbenschillernden Iridocyten mußte darauf verzichtet werden, da der Farbenschiller oft sehr mannigfach ist und zu seiner genauen Wiedergabe die Anwendung mehrerer weiterer Farben in den Zeichnungen erfordert hätte; hierdurch wären aber die Herstellungskosten der an sich schon teuren farbigen lithographischen Tafeln sehr erheblich vermehrt worden. Auch ist die genaue Wiedergabe des Farbenschillers für unsre Zwecke unwesentlich und demnach gleichgültig. Die Guaninmassen der Iridocyten sind daher in den Zeichnungen durchweg bläulichgrau gehalten, ein Farbenton, in welchem sie bei durchfallendem Licht im frischen Präparat meist erscheinen.

IV, 1. Melanophoren.

Die schwarzen Farbstoffzellen, die Melanophoren, treten bei *Gobius* in zwei verschiedenen Typen auf, dem sternförmigen, nicht verzweigten, kleineren und dem baumartig reich verästelten, größeren Typus; zwischen beiden Formen finden sich Übergänge.

Die erstere Form ist die gewöhnliche, auch bei andern Knochenfischen allgemein verbreitete und stellt abgeplattete, dünne Zellen dar, deren Flächen parallel der Hautoberfläche ausgebreitet sind. Von einer relativ kleinen, centralen Scheibe gehen zahlreiche, radiär ausgebreitete, verschieden breite, platte, zierliche, in einer Ebene liegende Fortsätze aus, welche nach der Peripherie hin sich keilförmig verbreitern und sich auch hier und da teilen können. Die Pigmentkanälchen verlaufen in ihnen, wie in der ganzen Zelle, radiär, so daß die Pig-

[1] Vgl. E. Ballowitz, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. Biologisches Centralblatt. Bd. XIII. Nr. 19/20. 15. Oktober 1893. Vgl. auch meine Mitteilung über das Verhalten der Zellkerne bei der Pigmentströmung in den Melanophoren der Knochenfische. Mit 8 Textfiguren. Biologisches Centralblatt. Bd. XXXIII. Nr. 5. 1913.

mentkörnchen, besonders an den lebensfrischen, ausgebreiteten Zellen, die Anordnung in radiären Reihen auf das deutlichste zeigen. In der Mitte der Zelle ist bei ausgebreitetem Pigment meist eine Sphäre als verschieden großer, heller Fleck sehr deutlich, wie sie Solger[1] von den gewöhnlichen sternförmigen Chromatophoren zuerst beschrieben hat. Die beiden ovalen oder auch rundlichen Kerne liegen exzentrisch entweder in der Scheibe oder häufiger in den centralen Teilen der Fortsätze.

Bei maximal ausgedehntem Pigment der lebenden Zelle kann die Masse der Pigmentkörnchen mehr aus dem Innern der Zelle herausgeworfen und in den Fortsätzen, besonders auch ihren äußeren peripherischen Randpartien, angehäuft sein. Die letzteren erscheinen dann dunkler als die übrigen Teile der Strahlen. Wird das Pigment aus den Strahlen centralwärts getrieben, so verschwindet es schließlich ganz aus den Fortsätzen und koncentriert sich im Bereich der Zellmitte, die alsdann oft als kreisrunde, fortsatzlose, schwarze Scheibe erscheint; die Sphäre läßt sich auch hier bisweilen noch, wie auch sonst bei andern sternförmigen Pigmentzellen, als kleiner, heller, nadelstichartiger Punkt erkennen. Es gelang mir an den frischen Melanophoren mit so retrahiertem Pigment und auch mit expandiertem Pigment die Wandungen der Kanälchen als feinste, äußerst zarte, radiäre Linien bei stärkster Vergrößerung zu erkennen. Auch die beiden Zellkerne verbleiben bei zusammengeballtem Pigment außerhalb der Pigmentscheibe an ihrer ursprünglichen Stelle, ein sehr klarer Beweis dafür, daß die Fortsätze, nachdem das Pigment aus ihnen centralwärts fortgeströmt ist, unverändert liegen bleiben[2]. Im übrigen sind die pigmentfrei gewordenen Fortsätze im frischen Präparat völlig unsichtbar.

Hiervon weicht der andre Melanophorentypus sehr auffällig ab und zeichnet sich durch eine sehr reichliche, baumartige Verästelung seiner zahlreichen Fortsätze aus. Diese letzteren sind dünn und schmal und verzweigen sich dichotomisch bis zu feinsten Enden, die blind aufhören. An den Teilungsstellen finden sich häufig leichte dreieckige Verbreiterungen. Durch diese langausgreifenden Verästelungen er-

---

[1] B. Solger, Über pigmentierte Zellen und deren Centralmasse. Mitteilungen des naturwissenschaftl. Vereins von Neuvorpommern und Rügen. 22. Jahrg. 1890.

[2] Vgl. des Näheren hierüber: E. Ballowitz, Das Verhalten der Zellkerne bei der Pigmentströmung in den Melanophoren der Knochenfische. Mit 8 Textfiguren. Biologisches Centralblatt. Bd. XXXIII. Nr. 5. 1913.

halten diese Zellen in expandiertem Zustande ihres Pigmentes oft eine ansehnliche Größe. Nicht selten liegen die oft büschelförmigen Verästelungen der Fortsätze so dicht, daß sie förmlich rasenartig erscheinen (Textfig. 11 u. 12). Die Textfig. 10—18, welche alle in dem gleichen Größenverhältnis gezeichnet sind[1], können eine Anschauung von der Größe, Form und Verästelung dieser Melanophoren geben. An diesen Textfiguren muß hier aber verläufig noch von dem Centralteil der Melanophoren abgesehen werden, weil dieser durch die Einlagerung der Erythrophoren verändert ist, da die Textfiguren die isolierten Melanophoren schwarz-roter Vereinigungen darstellen.

Auch die Fortsätze dieser Zellen sind der Hauptsache nach in einer der Hautoberfläche gleichlaufenden Ebene ausgebreitet, sie können sich aber auch entsprechend den Schuppentaschen umbiegen.

Wie bei den sternförmigen, leichter zu untersuchenden Melanophoren, erkennt man auch bei ihnen am lebenden Objekt sehr schön die Anordnung der Pigmentkörnchen in langen, radiären Reihen, die sich an den Verzweigungen von den Hauptästen ablösen und in die feinen Nebenäste übergehen.

Zu erwähnen ist, daß an diesen Zellen, wenn ihr Pigment ausgedehnt und in alle oder doch fast alle Verzweigungen eingedrungen ist, der centrale Teil der Zelle ganz oder fast ganz hell, d. h. pigmentfrei werden kann. Vgl. Textfig. 10.

Wird das Pigment aus der Peripherie centralwärts zurückgedrängt, so verkleinern sich die Fortsätze unter Verringerung ihrer Zahl, bis das Pigment centralwärts als dunkle, mehr unregelmäßige Masse zusammengelagert ist, aus der oft kurze, verschieden große, nach außen mehr abgerundete Astenden hervorsehen. Vgl. die Figuren der Taf. IX und die Textfig. 4 und 5. In diesem jetzt intensiv schwarz erscheinenden centralen Zellkörper ist eine Sphäre nur ausnahmsweise deutlich, auch die Kerne sind gewöhnlich nicht zu sehen; doch habe ich auch hier zwei Kerne bisweilen deutlich erkannt. Vgl. Textfig. 21.

Beide so verschieden aussehende Melanophoren finden sich nur hier und da vereinzelt vor, in der äußeren Haut sowohl wie in der Hirnhaut. Am häufigsten sind noch die isolierten sternförmigen Melanophoren. Die baumförmig verzweigten Melanophoren werden isoliert hauptsächlich nur in den schwarzen Flecken angetroffen, die bei *Gobius minutus* sich nur seitlich am Körper vorfinden und bei *Gobius pictus* größer und zahlreicher sind.

[1] Die Textfig. 10—18 wurden bei 434facher Vergrößerung gezeichnet und alsdann bei der Reproduktion um ein Fünftel verkleinert.

Im übrigen kommen die Melanophoren ausschließlich vor in Verbindung mit andern Chromatophoren und zwar die baumförmigen in den schwarz-roten und die andern, oben zuerst beschriebenen, mehr scheibenförmigen Melanophoren in den sternartigen Chromatophorenvereinigungen. Bisweilen können sich auch die scheibenförmigen Melanophoren mit Erythrophoren kombinieren, besonders in der Hirnhaut und der Scheitelhaut.

Es sei hier schon erwähnt, daß auch Kombinationen der rotschwarzen und der sternförmigen Chromatophorenvereinigungen gefunden werden, wobei dann die eine Hälfte des zugehörigen Melanophors einen halben Stern darstellt, während die andre Hälfte desselben Melanophors baumartig verzweigt erscheint. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den beiden Melanophorenarten besteht demnach nicht.

Auch kommen Übergangsformen zur Beobachtung, bei denen die Äste des Melanophorensternes weiter ausgreifen und sich reichlicher verzweigen.

Es sei noch bemerkt, daß ich auch in der Gobiidenhaut, ähnlich wie bei *Trachinus*, kleine, sehr blasse, pigmentarme Melanophoren angetroffen habe.

IV, 2. Die Iridocyten.

Diese die irisierenden Guaninkörperchen enthaltenden Farbzellen sind bei unsern Gobiiden, im Gegensatz zu *Trachinus vipera*, kleine schmale, platte Zellen von länglicher, keilförmiger oder auch mehr unregelmäßiger Form. Vgl. Taf. X und XII und Textfig. 22—25. Ihre Abplattung wird wohl dadurch erklärlich, daß sie, wie auch die übrigen Chromatophoren, in der dünnen Schicht dicht unter dem Corium liegen, welche sonst von dem Stratum argenteum eingenommen wird. Ein eigentliches geschlossenes Stratum argenteum fehlt diesen Gobiiden; nur hier und da, besonders an den Seiten von Kopf und Rumpf und gegen den Bauch hin, sind Ansätze dazu vorhanden. Die Guaninzellen sind in den zuletzt genannten Regionen unregelmäßige, hier und da mit kurzen Fortsätzen versehene Zellen, die zu unregelmäßigen Gruppen zusammenliegen. Auch an den Flossen, besonders im Bereiche der blauen Flecke und blauen Binden, sind die Zellen noch unregelmäßig, etwas länglich oder auch oval; sie fangen hier schon an, sich etwas regelmäßiger zu kleinen Gruppen zusammenzulagern und sich mit Xanthophoren zu kombinieren.

Gegen den Rücken hin an Rumpf und Kopf und auch in der Hirnhaut nehmen die Iridocyten nun eine mehr regelmäßige, längliche oder

keilförmige Gestalt an und lagern sich radiär zu den Iridocytensternen zusammen, welche den wesentlichen Bestandteil der sternförmigen Chromatophorenkombinationen bilden, und welche ich unten noch besonders beschreiben werde.

Die Guaninkörperchen, die im Protoplasma der Iridocyten angehäuft sind, zeigen verschiedene Form und Größe. Im einzelnen will ich auf diese Formunterschiede nicht näher eingehen, weil mich dies hier zu weit von meinem Thema abführen würde, und diese kleinsten Körperchen ein besonderes Studium erfordern. Ich will nur erwähnen, daß sie im allgemeinen einen ausgesprochen kristallinischen Charakter haben, der an den größeren, mehr isoliert liegenden deutlich hervortritt. Diese zeigen die Form kurzer, sechseckiger Kristalle, die an jedem Ende je drei vorspringende, stark lichtbrechende Winkel besitzen. Meist sind es kleine, wohl gewöhnlich etwas abgeplattete Kristallstäbchen, die sich auch zu zweien und mehreren mit ihren Flächen aneinander lagern können. In den Iridocyten der sternförmigen Kombinationen wurden sie oft sehr klein gefunden, so daß ihre Kristallform nur mit Mühe erkannt werden konnte; sie glichen hier oft kleinen, eckigen, mehr unregelmäßigen Körpern. Bisweilen schienen sie mir auch mehr abgerundet, schalenartig zu sein, gleich kleinen Hohlspiegeln. Häufig zeigten sie auch die Form breiterer, sechseckiger Plättchen. Die mit diesen Plättchen erfüllten Iridocyten zeichnen sich auch unter dem Mikroskop bei bestimmter Einstellung durch ihren intensiven bläulichen und rötlichen Farbenschimmer aus, der auch prachtvoll blaugrün werden kann. Hier und da in manchen Iridocyten, auch in denjenigen der sternförmigen Kombinationen, haben die Kristalle die Form von schmalen, länglichen Stäbchen angenommen. Das ist stets der Fall in den Iridocyten der Hirnhaut, die unabhängig von den Iridocytensternen und zwischen denselben in der Hirnhaut sehr reichlich vorhanden sind.

In den lebenden Iridocyten sind die Kristallstäbchen mit ihrer Längsachse parallel der Längsachse der Iridocyten gerichtet, was besonders auffällig in den sternförmigen Iridocytenkombinationen wird, wo die Kristalle sich in radiären Reihen hintereinander in den Kanälchen anordnen (Fig. 94 *a* u. *b* der Taf. XII).

Wie oben schon ausgeführt, ist bei der Herstellung der Tafelfiguren der Taf. XI und XII davon Abstand genommen, den verschiedenen Farbenschiller der Iridocyten naturgetreu wiederzugeben. Aus den oben angegebenen Gründen wurden sie in den Figuren in einem gleichmäßig bläulich-grauen Farbentone wiedergegeben, in welchem

sie gewöhnlich unter dem Mikroskope bei durchfallendem Lichte im frischen Zustande erscheinen.

Wie bei *Trachinus* und andern Knochenfischen, ist an den isoliert liegenden, dünnen Iridocyten der Kern meist schon ohne jede Färbung im frischen Präparat als ausgesparter, heller, rundlicher, ovaler oder elliptischer Fleck sichtbar, der ringsherum von den Guaninkristallen umgeben ist, selbst aber von diesen freibleibt. Vgl. Taf. XI und XII und die Textfig. 22—25. In jedem Iridocyten ist wohl nur je ein Kern vorhanden; es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß in den größeren Iridocyten auch zwei oder einige Kerne vorkommen können.

Nicht unerwähnt will ich lassen, daß die Iridocyten wahrscheinlich ebenso kanalisiert sind, wie die schwarzen und farbigen Chromatophoren; jedenfalls strömen die Guaninkristalle in ihnen ebenso, wenn auch langsamer, wie in den übrigen Pigmentzellen. Die Masse der Guaninkristalle kann sich daher, ähnlich den schwarzen Pigmentkörnchen, ausbreiten und zusammenballen, wofür ich unten Beispiele anführen werde.

Bis jetzt war eine Veränderung der guaninhaltigen Iridocyten der Fischhaut im Zusammenhang mit dem Farbenwechsel nur von Heincke[1] und Leydig[2] angenommen worden, beide Autoren führen die Veränderung aber auf amöboide Kontraktionen der Iridocyten zurück.

IV, 3. Xanthophoren.

Die gelben Chromatophoren, die Xanthophoren, sind bei den Gobiiden in der Haut von Kopf und Rücken, an den Körperseiten und in den Flossen, wie auch in der Hirnhaut, sehr verbreitet und besonders bei jugendlichen Individuen zahlreich. Sie sind von den farbigen Chromatophoren diejenigen, welche in isoliertem Zustande am häufigsten in der Gobiidenhaut angetroffen werden, weit häufiger als die Melanophoren und Erythrophoren; wenn sie sich auch meist mit Iridocyten kombinieren, so finden sie sich doch überall auch von diesen isoliert vor. Da der gelbe Farbstoff durch Alkohol extrahiert wird, wodurch die Zellen unsichtbar, jedenfalls schwer unterscheidbar werden, ist ihre Untersuchung sehr schwierig; nur wenn das Haut-

---

[1] Fr. Heincke, Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. Schriften des naturwissensch. Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. I, Heft 3. Kiel 1876.

[2] Fr. Leydig, Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zoologische Jahrbücher. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie. Bd. VIII. 1894.

stück sehr schnell mit Alkohol behandelt wird, erhält sich in ihnen noch ein undeutlicher gelblicher Schimmer.

Wenn sich das Pigment zusammengeballt hat, erscheinen die Xanthophoren von rundlicher Begrenzung. Diese kugeligen Xanthophoren können sehr verschieden groß sein. Die kleinsten traf ich in der Rumpfhaut, besonders bei jugendlichen Tieren, die größten in der Hirnhaut an (vgl. Fig. 81, 86, 87 und 94*b* der Taf. XII). In ganz lebensfrischen Präparaten erkennt man aber, daß sich die Pigmentmasse oft in mehrfachen Fortsätzen ausgebreitet hat, die sich dadurch auszeichnen, daß sie gewöhnlich breit und vor allem sehr zart und dünn sind. Man kann ihre Umrisse daher auch nur bei stärkeren Vergrößerungen deutlich unterscheiden. Die Fortsätze einer Zelle können sich auch netzig miteinander verbinden. Fig. 92 und 93 stellen zwei Xanthophoren mit ausgebreitetem Pigment dar, wobei bemerkt sei, daß die Fortsatzbildung oft noch reichlicher, als in diesen Figuren, entwickelt ist.

Im Innern der Xanthophoren trifft man zunächst zahllose kleinste, anscheinend kugelige Körnchen oder körnchenartige Tröpfchen an, die sich schon in dem zur Kugel zusammengeballten Xanthophor bei schwächerer Vergrößerung als feine Punktierung kenntlich machen. Diese Körnchen sind außerordentlich fein und merklich kleiner, als die Melaninkörnchen der schwarzen Pigmentzellen. Sie erscheinen bei Untersuchung mit Ölimmersion als graudunkle, voneinander isolierte Pünktchen, mit kaum erkennbarem gelblichem Schimmer, wenn sie in einfacher Lage oder isoliert liegen; nur wenn sie sich in dickeren Lagen übereinander befinden, wird dieser gelbliche Schimmer deutlicher. Es ist mir daher nicht wahrscheinlich, daß außerdem noch ein gelöster, gelblicher, diffuser Farbstoff in den Xanthophoren vorhanden ist, der dann auch nur höchst geringfügig sein könnte. Diese Körnchen sind es, welche allein die zarten Zellfortsätze der Gelbzellen sichtbar machen, indem sie in die Fortsätze hineinwandern. An dem lebensfrischen Objekt habe ich oft eine radiäre Anordnung und ein langsames, ich möchte sagen: träges Strömen dieser Körnchen beobachtet; indessen ist die reihenweise Anordnung der Körnchen hier nicht so ausgesprochen, wie bei den Melanophoren und den Erythrophoren.

Die auffälligste Bildung in den kugeligen zusammengeballten Xanthophoren ist ein centraler, meist kugelrunder, großer Körper, welcher in jedem kugeligen Xanthophor, aber stets in der Einzahl vorhanden ist. Fig. 81, 86, 87, 92, 93 und 94 der Taf. XII. Bei den

meisten Xanthophoren, besonders den kleinen und auch bei jungen Tieren, ist dieser Körper intensiv schwefelgelb (Fig. 93), häufig hat er aber auch eine leuchtend rote Farbe angenommen, ähnlich derjenigen der Erythrophoren (Fig. 92). Dabei zeichnet ihn, mag er gelb oder rot gefärbt sein, ein deutlicher Glanz aus. Ich will ihn als Xanthom bzw. als Erythrom benennen. Seine Abgrenzung wird besonders scharf, wenn die Präparate einige Zeit unter dem Deckglas in physiologischer Kochsalzlösung liegen, ist aber auch von vornherein deutlich. Im frischen Zustande erscheint er feinkörnig punktiert, sterben die Präparate aber ab, so wird seine Oberfläche höckerig und zerklüftet, schließlich zerfällt er in mehrere verschieden große, gelbe, bzw. rote Tropfen und Ballen.

Pouchet[1] scheint diesen Binnenkörper bereits beim Stichling gesehen zu haben, hält ihn aber für den gefärbten Zellkern; auch äußert dieser Autor die Ansicht, daß diese Zellen der Degeneration anheimfallen oder bereits anheimgefallen seien.

Bei älteren Tieren, aber auch schon bei jungen, ist statt des Xanthoms oft ein Erythrom vorhanden, dessen Aussehen und Abgrenzung im übrigen dieselbe ist, wie bei dem Xanthom. Zwischen dem Gelb und Rot dieser Centralmasse sind Übergänge, bis schließlich das Rot leuchtend wird und dem Rot der Erythrophoren genau gleicht. Breitet sich das Pigment solcher Zellen aus, so gehen von dem Erythrom bzw. Xanthom rote Körnchen aus (Fig. 92). Bei den älteren Fischen besitzen die meisten Xanthophoren, vor allem die mit den sternförmigen Chromatophorenvereinigungen kombinierten, eine rote Centralkugel. Vgl. die Figuren der Taf. XI. In der Hirnhaut nimmt dieses Erythrom in dann besonders großen Xanthophoren bisweilen eine sehr

[1] G. Pouchet, Des Changements de Coloration sous l'influence des nerfs. Journal de l'anatomie et de la physiologie norm. et pathol. de l'homme et des animaux. T. XII, No. 1 et 2, Paris 1876. Die betreffende Stelle lautet l. c. p. 21: »Nous devons signaler à cette place des éléments anatomiques chargés de pigment, et qui méritent à ce titre le nom de chromoblastes, mais qui paraissent absolument dépourvus de mouvements sarcodiques. On les rencontre, chez les poissons, soit dans la cornée de diverses espèces, soit au milieu du tissu lamineux (chez l'épinoche). Ces cellules sont toujours pigmentées en jaune, le noyau est d'une belle couleur orange, le corps de la cellule finement granuleux, sans paroi propre. La forme de l'élément est en général ovoide, à contours assez réguliers, et ne rappelle en rien la figure rameuse habituelle des chromoblastes. Ces particularités, jointes surtout à l'accumulation de pigment dans le corps même du noyau, peuvent laisser supposer que les éléments qui offrent ces caractères on dépassé la période active de leur existence et représentent des cellules allant entrer ou déjà entrées en état de regression.«

beträchtliche Größe an, wie Fig. 86 und 87 der Taf. XII zeigen. Es entstehen so Mischformen zwischen Xanthophoren und Erythrophoren, auf welche ich bei der Besprechung der Entstehung der Erythrophoren noch zurückkommen werde.

Durch die Körnchenmassen werden die Kerne der Xanthophoren verdeckt und unsichtbar gemacht, so daß ihr Nachweis recht schwierig wird, besonders da das gelbe Pigment so hinfällig ist. An den kugeligen Gelbzellen mit zusammengeballtem Pigment habe ich niemals eine Andeutung eines Kernes wahrnehmen können. In Xanthophoren mit ausgebreiteter Pigmentmasse habe ich an dem lebensfrischen Objekt bei Immersion aber mehrfach zwei außerhalb des Xanthoms bzw. Erythroms gelegene ovale Kerne bzw. Kernflecke auf das deutlichste erkannt, so daß ich glaube, daß den Xanthophoren, wie den Melanophoren, für gewöhnlich zwei Kerne zukommen. Eine Sphäre habe ich in den Gelbzellen nicht gesehen, konnte aber an den ausgebreiteten Pigmentmassen hier und da eine deutliche, radiäre Orientierung der feinen Körnchen gegen das Centrum hin wahrnehmen.

IV, 4. Erythrophoren und Erythrophorenvereinigungen.

Die interessantesten und merkwürdigsten Farbstoffzellen der Gobiidenhaut sind die Erythrophoren, welche im isolierten Zustande aber nur äußerst spärlich vorkommen und sonst stets mit den Melanophoren vereinigt sind. Man muß daher oft lange suchen, um in den Präparaten vereinzelte rote Farbstoffzellen zu finden. Am regelmäßigsten traf ich sie noch isoliert am Kopf in der Gegend zwischen den Augen und der Nase, hier und da auch in der Rückenhaut an.

Diese Chromatophoren glichen in ausgebreitetem Zustande ihres Pigmentes im allgemeinen den großen, baumförmig verästelten, oben beschriebenen Melanophoren, mit denen sie in der Regel vereinigt sind. Sie besitzen alsdann zahlreiche Äste, die radiär ausstrahlen und sich in reichlicher Weise dichotomisch teilen. Die Art der Verästelung ist etwas unregelmäßig. An den Teilungsstellen und im Verlauf der Teiläste können Verbreiterungen auftreten. Diese Verzweigungen sind weitausgreifend und gehen schließlich über in zahlreiche feine, längere Endreiser, die frei endigen.

Die Größe dieser Zellen ist sehr verschieden und oft beträchtlich, z. B. an der genannten Kopfgegend, man findet aber auch relativ kleine Zellen.

Ist das rote Pigment in den Fortsätzen ausgebreitet, so zeigen die letzteren am lebensfrischen Objekt eine ausgesprochene radiäre Strei-

fung, die schon bei schwächeren Vergrößerungen auffällt. (Vgl. Fig. 22 bis 27 der Taf. IX.) Untersucht man die roten Äste am lebensfrischen Objekt mit Ölimmersion (siehe Fig. 41—43 der Taf. IX, Fig. 44 der Taf. X), so sieht man, daß das Pigment aus kleinsten, etwas verschieden großen Körnchen oder Tröpfchen besteht, die eine rötliche Färbung besitzen. Hier und da liegen dazwischen auch ein wenig größere, etwas längliche, rotbraune Körnchen. Alle Körnchen sind in sehr ausgesprochen radiären Längsreihen angeordnet, die bei starker Vergrößerung sehr auffällig werden; in den dünnen Endreisern kann nur eine einzige solche Körnchenreihe vorhanden sein. Die schmalen, zarten Körnchenreihen werden durch hellere, radiäre, linienartige Streifen voneinander getrennt, die deutlich breiter sind als die Körnchenreihen selbst. (Fig. 41—43). Sind die Körnchenreihen in den dicken Fortsätzen zahlreicher vorhanden, so erscheinen die hellen, linearen Streifen dazwischen bei starker Vergrößerung deutlich diffus gelblich (Fig. 41 u. 42). Sind die Körnchenreihen in den dünnen Ästen aber nur spärlich oder sind nur einige wenige Körnchen vorhanden, so verblaßt die gelbliche Färbung der Streifen, so daß diese ganz hell und farblos werden (Fig. 43 der Taf. IX).

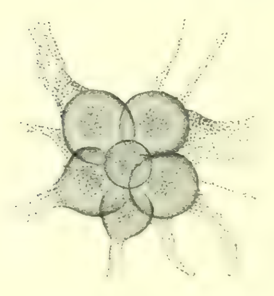
An den lebenden Präparaten habe ich unter dem Deckglas bei Untersuchung mit Immersion nun wiederholt die Körnchenströmung in den Ästen beobachten können, die ziemlich schnell erfolgt und ähnliche Erscheinungen aufweist, wie in den Melanophoren. Ich habe feststellen können, daß die gelben Streifen zwischen den Körnchenreihen sich mehr und mehr aufhellten und abblaßten, je mehr die Körnchen aus den Fortsätzen centralwärts auswanderten. (Vgl. Fig. 41 bis 43.) Hatten die Körnchen zum größten Teil die Endäste verlassen, so hatten auch die Streifen zwischen ihnen ihre gelbe Farbe vollständig verloren und erschienen ganz farblos (Fig. 43). Waren schließlich alle Körnchen ausgeströmt, so sah man von den Fortsätzen überhaupt nichts mehr. Ich glaube daher, daß die gelbe Färbung der Streifen nicht auf einer Imprägnierung mit einem gelösten, diffusen, gelblichen Farbstoff beruht, sondern eine optische Erscheinung ist, bedingt durch die vielen daneben, darüber und darunter gelegenen rotbraunen Körnchenreihen.

Die roten Körnchen sind sehr zart und empfindlich und verändern sich nach dem Absterben der Zelle sehr bald, indem sie zu groben, unregelmäßigen Tröpfchen zusammenfließen. Die Fortsätze werden alsdann bezeichnet durch Reihen mehr oder weniger isolierter, verschieden großer Tröpfchen, so daß das Strukturbild zerstört ist. Nur selten erhalten sich die Körnchenreihen annähernd unverändert in den

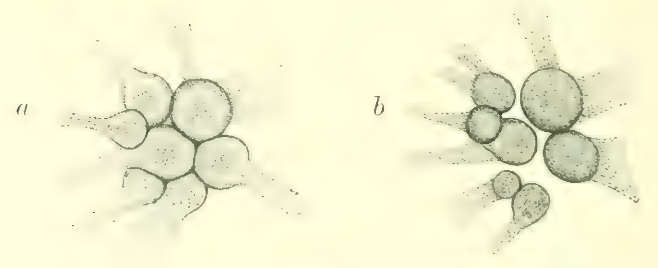
in physiologischer Kochsalzlösung liegenden Präparaten unter dem Deckglas mehrere Tage.

Daß dieses ganze rote Pigment durch Alkohol schnell aufgelöst und extrahiert wird, mithin zu den Lipochromen gehört, ist oben schon erwähnt worden.

Höchst eigentümlich ist der centrale, die Fortsätze aussendende Teil dieser Erythrophoren beschaffen. Sind die Pigmentmassen mehr oder weniger centralwärts retrahiert und nicht vollständig in den Fortsätzen ausgebreitet, so erscheint der Centralteil aus mehreren, oft zahlreichen Abteilungen zusammengesetzt, welche meist kugelig oder auch zwiebelartig oder etwas unregelmäßig gestaltet sind. Ihre Oberfläche ist meist abgerundet oder hier und da auch etwas höckerig. Diese kugeligen Abschnitte sind verschieden zahlreich. An den ganz kleinen Erythrophoren kann nur ein einziger solcher abgerundeter Körper vorhanden sein, meist sind es aber mehrere, an den größeren und ganz großen Erythrophoren sogar zahlreiche; ich habe bis 20 Stück gezählt (vgl. Textfig. 8), wenngleich dies selten ist; acht bis zehn Kugeln wurden dagegen mehrfach gefunden. Auch ihre Größe differiert an den einzelnen Erythrophoren, wie die Fig. 44 der Taf. X und die Textfig. 1 und 2 zeigen. Kleine Kugeln können neben größeren und ganz großen liegen.



Textfig. 1.
Centralteil einer Erythrophorenkombination.



Textfig. 2.
Centralteil einer Erythrophorenkombination; *a*, in frischem Zustande; *b*, nach dreitägigem Liegen des Präparates in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglase.

Diese abgerundeten Abschnitte sind nun zu verschieden großen, rundlichen oder auch etwas länglichen Komplexen zusammengelagert, deren Teile gewöhnlich aneinander stoßen. Nicht selten habe ich aber

auch helle Lücken, förmliche Löcher zwischen ihnen gesehen. Häufig machte ich die Beobachtung, daß in Präparaten, welche einige Tage unter dem Deckglas in physiologischer Kochsalzlösung gelegen hatten, der Zusammenhang der Kugeln sich löste, und mehr oder weniger große Lücken zwischen ihnen entstanden; der ganze vermeintliche Erythrophor zerfiel in einzelne Teile. In Textfig. 1 besteht die centrale rote Farbzellenmasse aus sechs verschieden großen, abgerundeten, deutlich voneinander abgrenzbaren Körpern; in Textfig. 2*a* sind es deren sieben. Das letztere Präparat war, nachdem es 3 Tage in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglase gelegen hatte, in seine sieben Bestandteile zerlegt, die durch zum Teil breite Spalten voneinander getrennt waren. Textfig. 2*b*. Auch die Fig. 44 der Taf. X läßt deutlich fünf größere Kugeln, von denen die Fortsätze ausstrahlen, unterscheiden.

Auch in den lebensfrischen Präparaten habe ich die Kugeln bisweilen ganz voneinander getrennt gesehen. Der Zusammenhang dieser Massen scheint demnach kein fester, sondern ein mehr lockerer zu sein, wenn sie auch für gewöhnlich dicht zusammenliegen; die Trennung und Isolierung ist nicht die Regel.

Anhaltspunkte für das Vorhandensein einer die ganze Masse umhüllenden Membran habe ich nicht gewinnen können.

Die Färbung dieser centralen Massen ist ein prachtvolles, leuchtendes Feuerrot. (Siehe Taf. VIII—X.) Ist das Pigment maximal in die Fortsätze ausgeströmt, so verblaßt die Färbung der Centralteile und wird mehr gelblich rot; die Körper sind alsdann meist nicht so deutlich abgrenzbar, und das Ganze wird oft unansehnlicher.

Über das Verhalten der Kerne dieser Erythrophoren bin ich noch nicht ins Klare gekommen. Ich habe zwar hier und da in der Basis der Fortsätze ovale helle Flecke gesehen, welche aussahen wie von Pigment freigebliebene Kerne; doch konnte ich keine Gewißheit erlangen, daß dies wirklich die zugehörigen Kerne waren. In den centralen Massen war nichts von Kernen zu erkennen. Das Gleiche gilt für die Sphäre.

IV, 5. Die Entstehung der Erythrophoren und Erythrophorenvereinigungen aus Xanthophoren.

Die morphologische Bedeutung der im vorigen Kapitel als Erythrophoren bezeichneten eigenartigen Gebilde war mir längere Zeit rätselhaft, bis es mir gelang, an den jungen, kleinen, mir zu Gebote stehenden Exemplaren von *Gobius minutus* und *G. pictus* Aufschluß

über ihre Entstehung zu erhalten. Es ergab sich, daß die Erythrophoren aus Xanthophoren hervorgehen, und daß sich bei dieser Umbildung mehrere Xanthophoren zusammen lagern, um die großen, oben geschilderten vielkugeligen Erythrophoren entstehen zu lassen. Die letzteren sind demnach keine Einzelzellen, sondern Zellenkonglomerate, Zellenvereinigungen.

In der Haut der jungen Gobiiden befinden sich viele Xanthophoren und dagegen noch wenige Erythrophoren. Fig. 81 der Taf. XII gibt davon ein kleines Situationsbild. Die Gelbzellen sind oft mit einem Erythrom versehen. Diese Kugel vergrößert sich und zeigt häufig Körnchenausstrahlungen von roten Körnchenreihen. Die Masse der gelben Körnchen verringert sich und wird vielleicht direkt in rote Körnchen übergeführt. Schließlich sind von der Gelbzelle nur noch ein oder wenige Fortsätze vorhanden, während das Erythrom wächst, zwiebelartig wird, an die Peripherie der Gelbzelle rückt und einen oder einige Fortsätze entsendet, die sich dichotomisch teilen. Mehrere von diesen anfangs noch kleinen jungen Erythrophoren lagern sich zu Gruppen zusammen, die alsdann zu den großen, roten, kugeligen Massen auswachsen.

Die Fig. 82—85 und 88 der Taf. XII können diesen Entstehungsgang erläutern. In Fig. 84 haben sich drei Zellen zusammengelagert. Die beiden oberen sind schon junge Erythrophoren mit noch wenigen Fortsätzen. Jede Zelle besitzt einen ovalen, abgerundeten, rotglänzenden Körper, von dem die Fortsätze ausgehen; beide Körper sind schon in gegenseitigen Kontakt getreten. Die dritte, in unmittelbarer Nähe gelegene, untere Zelle dagegen ist noch eine Gelbzelle, die sich aber schon modifiziert hat und von den gewöhnlichen Xanthophoren different geworden ist. Ihr Erythrom ist an den einen Zellenrand gerückt und scheint den andern beiden Zellen zuzustreben. Von dem mit gelben Körnchen erfüllten Zellkörper der Gelbzelle hat sich nur noch ein breiter Fortsatz erhalten, in welchen rote Körnchen vom Erythrom abgewandert sind. Ähnliches zeigt die Fig. 83, nur daß hier die drei roten Kugeln der drei Zellen schon bis zur Berührung dicht aneinander gerückt sind; auch bei dieser Gruppe ist nur noch an der einen Zelle der gelbe Zelleib vorhanden. Fig. 85 führt schließlich drei schon weiter entwickelte, junge Rotzellen vor, die sich schon mit ihren kugeligen, roten Körpern intim zusammengelagert haben und breite, verzweigte, rote Fortsätze entsenden, während die gelben Farbstoffmassen völlig verschwunden sind.

Mithin kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die kugeligen

Centralteile der Rotzellen sich direkt aus dem Erythrom der Gelbzellen hervorbilden. Das bestätigt auch die Fig. 82 der Taf. XII, in welcher sechs einzelne Xanthophoren im Begriff sind, sich zu assoziieren. Fünf davon sind noch reine Gelbzellen, deren Erythrom sich an den einen Zellrand begeben hat und in die Gelbzelle rote Körnchen ausströmen läßt, entsprechend den späteren Fortsätzen. Die sechste Zelle rechts oben dagegen hat ihr gelbes Pigment schon eingebüßt; an Stelle desselben bildet sich ein breiter roter Fortsatz. Die sämtlichen Erythrome sind einander zugewandt und konvergieren alle nach einem Melanophor hin, worauf ich unten noch zurückkommen werde. Auch in Fig. 88 zeigt die mit einem Melanophor vereinigte Buntzelle noch den Charakter eines Xanthophors.

Aus diesen Bildern ist meiner Ansicht nach zu folgern, daß die Rotzellen aus den Gelbzellen entstehen, daß das Erythrom der Gelbzelle direkt in den kugeligen Körper der Rotzelle übergeht, und daß sich die Erythrome mehrerer Gelbzellen zusammenlagern, um die großen roten Farbstoffkörper zu bilden, welche ich oben beschrieben habe. Eine jede Kugel oder zwiebelartige Verdickung dieser Körper entspricht einer aus einem Xanthophor hervorgegangenen Zelle. Die roten Körper sind mithin Konglomerate, Zusammenlagerungen und Vereinigungen oft zahlreicher Einzelzellen, deren Zahl durch die kugeligen Verdickungen angegeben wird. Nur wenn eine einzige solche kugelige Verdickung vorhanden ist, was auch vorkommt, handelt es sich um eine Einzelzelle. So erklären sich auch der lockere Verband der Kugeln, ihr häufiges Auseinanderfallen, das Bestehen von Löchern und Lücken zwischen ihnen, wie es oben von mir geschildert worden ist. In dem vorigen Kapitel habe ich bei der Beschreibung die großen, roten, höckerigen Farbkörper der Einfachheit wegen noch als »Erythrophoren« bezeichnet, es sind aber zusammengesetzte Gebilde, Vereinigungen oft zahlreicher Erythrophoren.

Was bei der Umwandlung aus den ursprünglich gelben Körnchen der Xanthophoren wird, habe ich nicht entscheiden können; es ist wahrscheinlich, daß sich diese Körnchen direkt in rote Farbstoffkörnchen umwandeln können.

Bevor ich diese äußerst interessanten Verhältnisse an jungen Tieren feststellte, hatte ich schon längst die Vermutung, daß zwischen den Xanthophoren und Erythrophoren ein genetischer Zusammenhang besteht. Darauf deutete das Erythrom hin, welches sich wohl direkt aus dem Xanthom der Xanthophoren herausbilden kann, wahrscheinlich durch Umwandlung der Körnchen, ferner die oft beträchtliche

Größe des Erythroms, besonders in der Hirnhaut, deren rote Pigmentkörnchen sich bei der Expansion des Pigmentes in dem Xanthophor ausbreiten können.

Anderseits habe ich häufiger beobachtet, daß an den völlig ausgebildeten Erythrophoren die Fortsätze die rote Farbe verlieren und eine ausgesprochen reingelbe Färbung annehmen können. Alsdann haben wir, anstatt eines Erythrophoren, eine ebenso reichlich verzweigte, dünnarmige, reine Gelbzelle. Dies schien mir besonders bei solchen Tieren der Fall zu sein, welche längere Zeit unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen in der Gefangenschaft gehalten wurden. Ob dies aber in der Tat regelmäßig eintritt, kann ich mit Sicherheit nicht aussagen, da ich darauf gerichtete Experimente noch nicht habe anstellen können.

Auch bei andern Fischen habe ich Beziehungen der Xanthophoren zu den Erythrophoren festgestellt, z. B. bei den von mir aufgefundenen Erythrophoren mit alkoholbeständigem, braunrotem Pigment[1]. Ich hoffe, in einer späteren Abhandlung hierauf noch zurückkommen zu können.

V. Spezielle mikroskopische Untersuchung der Vereinigungen heterochromer Farbstoffzellen.

Wie in den vorhergehenden Kapiteln schon angedeutet, sind in der Haut von *Gobius minutus* und *G. pictus* die Chromatophoren-Vereinigungen vorherrschend und finden sich in größter Verbreitung auf dem Rücken und an den Seiten von Rumpf und Kopf. Im Vergleich mit ihnen sind die isoliert liegenden Chromatophoren nur sehr spärlich und treten ganz zurück. Man kann daher sagen, daß die Färbung und der Farbenwechsel dieser Fische in erster Linie und ganz vorwiegend durch die Chromatophoren-Vereinigungen hervorgerufen werden. Am häufigsten trifft man von Einzelchromatophoren noch isolierte Iridocyten an, besonders in den unteren Seitenteilen des Rumpfes, in den Flossen und in der Hirnhaut. Nächst diesen werden isolierte Xanthophoren verschiedener Größe noch häufig gefunden, spärlicher schon isolierte Melanophoren, diese letzteren besonders in den schwarzen Seitenflecken. Am spärlichsten sind isolierte Erythrophoren und deren Vereinigungen, so daß man nach diesen in den Präparaten oft lange suchen muß.

[1] Vgl. hierüber meine im Arch. f. mikr. Anatomie Bd. LXXXII, Abt. 1, 1913 erschienene Abhandlung: Über Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochenfischen. Mit Tafel XIV.

Alles, was in den vorigen Kapiteln von den isolierten Chromatophoren gesagt wurde, gilt nun auch für diese Farbstoffzellen, wenn sie sich zu Chromatophoren-Vereinigungen in bestimmter Weise zusammengelagert haben. Bei der folgenden Beschreibung der letzteren kann ich mich daher kurz fassen, da ich nicht mehr nötig habe, auf die Struktur der einzelnen Komponenten der Chromatophoren-Vereinigungen einzugehen.

Die Farbzellenkombinationen der Gobiiden sind höchst eigenartig und durchaus verschieden von den von mir bei *Trachinus vipera*[1] aufgefundenen und näher beschriebenen chromatischen Organen. Wie diese letzteren, beanspruchen aber auch sie ein hohes biologisches Interesse; sie müssen gleichfalls als organähnliche, in erster Linie chromatischen Funktionen dienende Bildungen aufgefaßt werden.

Wie uns oben die Untersuchung mit der Lupe und mit schwacher mikroskopischer Vergrößerung schon gelehrt hat, treten die Farbzellen-Vereinigungen bei unsern Gobiiden in zwei verschiedenen Hauptformen auf, den schwarz-roten und den sternförmigen Kombinationen. In den folgenden Kapiteln will ich diese eingehend schildern.

V, A. Schwarz-rote Vereinigungen von Erythrophoren und Melanophoren.
(Vgl. Tafel VIII—X und Fig. 89, 90 der Tafel XII.)

Von den Farbzellenvereinigungen der Gobiidenhaut sind unzweifelhaft die eigenartigsten die schwarz-roten; sie sind auch bei weitem am zahlreichsten vorhanden. Man findet sie überall dort, wo die rötlichen, oben in Kapitel III beschriebenen Stippchen und Flecken der Haut sichtbar sind, welche auch durch sie verursacht werden, also am Rücken und den Seiten des Rumpfes und Kopfes, an den rötlichen Stellen der Flossen und auch in der Hirnhaut. Wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung[2] an einem Mikrophotogramm (l. c. Fig. 1) gezeigt habe, folgen sie am Rumpf der Begrenzung der Schuppen, so daß sie hier kleine, den Schuppen entsprechende, rhombische Felder begrenzen; hier und da werden im Bereich dieser Felder auch vereinzelte, bisweilen besonders große schwarz-rote Kombinationen beobachtet.

Taf. VIII führt eine Anzahl von ihnen mit mehr oder weniger voll-

---

[1] E. Ballowitz, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. CIV. Hft. 3. 1913.

[2] E. Ballowitz, Über schwarz-rote Doppelzellen und andre eigenartige Vereinigungen heterochromer Farbstoffzellen bei Knochenfischen. Mit 29 mikrophotographischen Abbildungen. Anatomischer Anzeiger. Bd. XLIV, Nr. 5, 1913.

ständig in den Fortsätzen ausgebreitetem Pigment vor. In den Figuren der Taf. IX ist das Pigment mehr oder weniger zusammengeballt. Auf Taf. X (außer Fig. 44 und 49) sind die Centralmassen der Kombinationen bei starker (Immersions-)Vergrößerung zur Darstellung gebracht. Die Fig. 1—14 der Taf. VIII illustrieren die schwarz-roten Vereinigungen bei schwächerer, 102 facher Vergrößerung. Alle diese Figuren stammen aus Präparaten der Rückenhaut.

Die von den Fortsätzen der einzelnen schwarz-roten Kombinationen eingenommene Fläche ist verschieden groß, oft recht beträchtlich. Bei ausgebreitetem Pigment schwankt ihr Durchmesser zwischen 0,08—0,36 mm, im Durchschnitt beträgt er 0,18—0,2 mm. Auch die Form des von ihnen bedeckten Feldes differiert. Meist erscheint sie annähernd kreisrund oder etwas länglich oder auch dreieckig (Fig. 12), rhombisch (Fig. 9) oder unregelmäßig vielseitig. Am Kopf, besonders in der Scheitelhaut, sind die Fortsätze oft sehr regelmäßig zu zierlichen Sternen ausgebreitet, wie die Fig. 15 und 16 zeigen. Die Fig. 17—20 sind bei stärkerer 335—450 facher Vergrößerung gezeichnet; Fig. 17 wurde der Scheitelhaut von *Gobius pictus*, die Fig. 18—20 der Rückenhaut von *Gobius minutus* entnommen.

Die schwarz-roten Kombinationen werden nun dadurch hervorgerufen, daß sich die großen reichverzweigten Melanophoren des zweiten Typus mit Erythrophoren vereinigen. Nur in der Hirnhaut und bisweilen auch in der Scheitelhaut können sich auch die kleinen sternförmigen Melanophoren des ersten Typus daran beteiligen, doch sind diese letzteren Verbindungen einfacher gestaltet und auch nur in der Hirnhaut, neben den andern, häufiger.

Wir wollen zunächst die schwarz-roten Kombinationen der Melanophoren von dem zweiten Typus in Betracht ziehen.

Wenn wir zunächst die pigmentierten Fortsätze bei möglichst ausgebreitetem Pigment (Taf. VIII) berücksichtigen, so verhalten sich die schwarzen und roten ziemlich gleich. Von einem centralen Teile strahlen sie radiär in großer Zahl aus, sind relativ dünn, verzweigen sich dichotomisch sehr reichlich und endigen in vielen feinen Endreisern. An den Teilungsstellen finden sich nicht selten leichte Verdickungen. Die Verzweigung der schwarzen Fortsätze kann eine sehr dichte werden.

Wie die Figuren zeigen, verlaufen gewöhnlich die roten und schwarzen Fortsätze getrennt voneinander. Häufig sieht man die roten dicht neben den schwarzen Ästen hinziehen. Die Verteilung der roten und schwarzen Äste ist gewöhnlich nach allen Seiten gleichmäßig. Nicht

selten stellt man aber fest, daß die roten mehr auf der einen Seite, die schwarzen mehr auf der andern Seite konzentriert sind. So fehlen z. B. die melaninhaltigen Äste in Fig. 18 auf der unteren Seite, in Fig. 19 auf der linken und in Fig. 20 der rechten Seite fast ganz, während die roten sich hier reichlich ausbreiten. In Fig. 17 trifft man in der oberen Hälfte mehr rote, in der unteren Hälfte auffällig mehr schwarze Äste an. In nicht zu seltenen Fällen habe ich nun eine ganz regelmäßige Verteilung der roten Äste auf die eine Hälfte feststellen können, wie es sich in den Fig. 17 und 19 schon einzuleiten scheint. In Fig. 21 der Taf. IX sind die roten Äste nur in der oberen Hälfte vorhanden und fehlen in der unteren ganz. Auch in der Fig. 28 mit retrahiertem schwarzem Pigment findet sich die rote Masse nur halbseitig vor, ebenso in Fig. 45 der Taf. X und Fig. 89 und 90 der Taf. XII. Es können auch die roten Äste nur von einem Punkte der schwarzen Masse aus flammenartig ausstrahlen, wie es in Fig. 89 der Taf. XII der Fall ist. Auch die Kombinationen mit völlig retrahiertem Pigment der Fig. 30 und 31 der Taf. IX gehören wohl hierher.

Wie oben betont und die Abbildungen der Taf. VIII—X beweisen, verlaufen die Fortsätze der Erythrophoren und Melanophoren gewöhnlich getrennt und häufig dicht nebeneinander.

Mehrmals habe ich aber auch die höchst merkwürdige und sehr beachtenswerte Tatsache auf das genaueste feststellen können, daß die roten Äste völlig von den Melaninästen umschlossen sind und innerhalb letzterer dahinziehen.

Fig. 49 der Taf. X stellt bei starker Immersionsvergrößerung einen reichverzweigten Fortsatz dar, dessen Stamm und Hauptäste im Innern ganz aus roter Erythrophorensubstanz bestehen. An der Oberfläche dieser roten Masse ließ sich nun rings herum ein dünner Überzug von Melaninkörnchen erkennen, der oft unterbrochen war und die roten Äste hülsenartig umgab; in die peripherischen Verzweigungen des schwarzen Astes ging die rote Masse jedoch nicht mehr hinein und hörte vorher auf. Zu betonen ist, daß die Melaninkörnchen nur an der Oberfläche liegen und nicht in das Innere eindringen, so daß keine Vermengung der roten und schwarzen Körnchen eintritt. Auch in Fig. 46 zeigen mehrere Äste oben und links von der Centralmasse diese Erscheinung noch deutlicher und vollständiger als in Fig. 49, während die übrigen roten und schwarzen Fortsätze dieser Figur getrennt verlaufen. Diese Umscheidung der roten Fortsätze wird nicht so sehr befremden, wenn wir den Aufbau der Centralmasse dieser Kombinationen kennen gelernt haben werden.

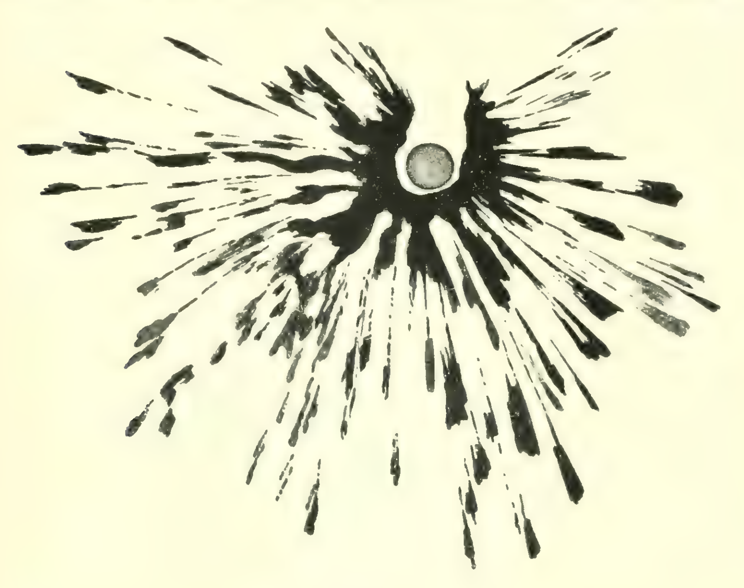
Bevor ich aber auf die Centralmasse näher eingehe, will ich zuvor das Verhalten der Pigmentmassen bei ihrem Zurückströmen zum Centrum besprechen.

Wir haben aus den Figuren der Taf. VIII ersehen, daß das rote und schwarze Pigment in den Fortsätzen gleichzeitig und gleichmäßig maximal ausgebreitet sein kann. Wenn nun ein Zurückströmen des Pigmentes gegen das Centrum hin erfolgt, so habe ich meist gefunden, daß das schwarze Pigment zuerst zurückströmt und sich centralwärts schneller konzentriert als das rote. Die Fig. 22—29 der Taf. IX illustrieren diese Erscheinung. Wir sehen das Melanin fast ganz (Fig. 22 und 23) oder ganz (Fig. 24—29) zu einer centralen Masse konzentriert, die oft unregelmäßig ist, worauf ich unten noch zurückkommen werde. Auch in den roten Fortsätzen dieser Figuren hat die Rückströmung des Pigmentes schon begonnen, so daß die feinen Verästelungen und Endreiser frei davon und dadurch völlig unsichtbar geworden sind. In den gröberen Ästen und den zahlreichen Hauptstämmen ist aber noch reichlich rotes Pigment vorhanden (Fig. 22—28), das dann mehr und mehr centralwärts rückt, wie Fig. 29, 33—35 und 39 zeigen. Schließlich ist auch das rote Pigment ganz und gar zu einem oder mehreren centralen Klumpen zusammengeballt (Fig. 30—32, 36—40 und 40). Auch in diesem retrahierten Zustande des Pigmentes fallen die Größendifferenzen dieser schwarz-roten Chromatophorenvereinigungen in die Augen, wie ein Vergleich der Fig. 22—40 zeigt, die bei derselben 430—450fachen Vergrößerung gezeichnet sind. Solche großen und ganz kleinen Kombinationen habe ich auch bei erwachsenen Tieren nebeneinander angetroffen.

Anderseits habe ich, wenn auch nicht zu häufig, beobachtet, daß das schwarze Pigment ganz oder fast ganz ausgebreitet sein kann, während das rote sich schon vollständig oder doch nahezu vollständig centralwärts zurückgezogen hatte. Die Fig. 6 und 7 der Taf. VIII können dafür Beispiele abgeben. Auch die Textfig. 3—5, welche nach Lumièreschen farbigen Photographien lebensfrischer Präparate kopiert wurden, erläutern diese Erscheinung. In Textfig. 3 wird nur eine völlig zusammengeballte Erythrophorenkugel von einem Melanophor umgeben, dessen Fortsätze noch zum Teil mit Pigment erfüllt sind. In Textfig. 4 liegen zwei und in Textfig. 5 sechs fortsatzlose Kugeln im zugehörigen Melanophor. Es scheinen demnach die Strömungen des schwarzen und roten Pigmentes unabhängig voneinander und heterochron erfolgen zu können, was bei der intimen Verquickung der beiden Chromatophorenarten umso beachtenswerter ist.

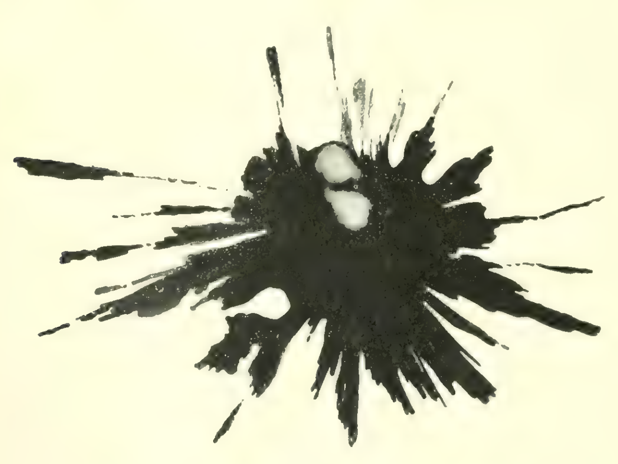
Diese intime Vereinigung ist am auffälligsten in den Centralteilen ausgeprägt, die so merkwürdig sind, daß sie eine eingehende Berücksichtigung erfordern.

Bestimmend für Form, Größe und Aussehen der centralen Massen



Textfig. 3.

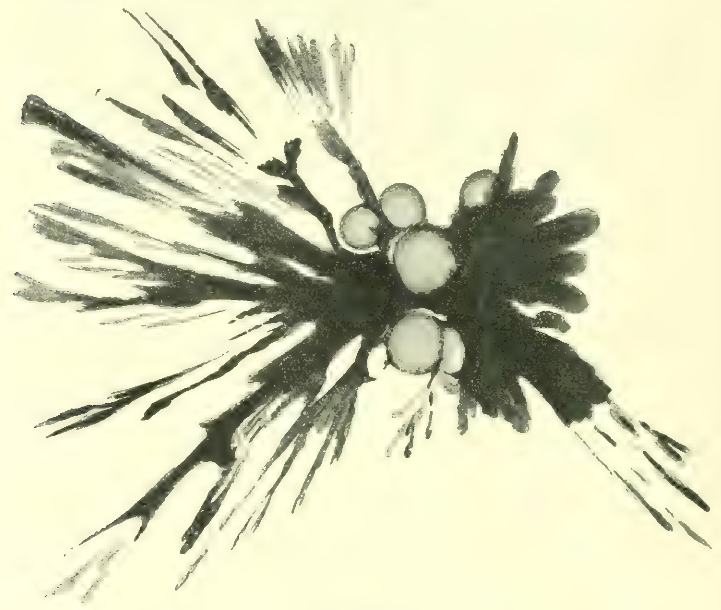
Ein Melanophor umschließt eine einfache Erythrophorenkugel mit zusammengeballtem rotem Pigment. Die Textfiguren 3—6 sind nach farbigen Photographien kopiert, die nach dem LUMIEREschen Verfahren von dem lebensfrischen Objekt hergestellt wurden.



Textfig. 4.

Ein Melanophor umschließt zwei Erythrophorenkugeln.

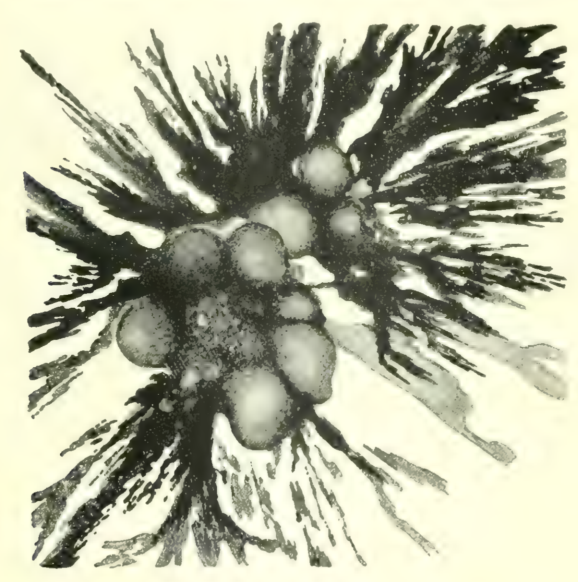
sind die Erythrophoren. In Kapitel IV, 4 und 5 habe ich schon näher begründet, daß die Erythrophoren in der Haut unsrer Gobiiden nur selten isoliert liegen, sondern sich vielmehr gewöhnlich zu mehreren innig zusammenlagern; dadurch entstehen höckerige Zellenkonglomerate, die an sich schon als Erythrophorenkombinationen aufgefaßt werden müssen. Vgl. das isoliert liegende Erythrophorenkonglomerat der Fig. 44 der Taf. X und die Textfig. 1 und 2. Das oben über die isoliert liegenden Erythrophoren und Erythrophorenvereinigungen Gesagte gilt auch in vollem Umfange für ihre Verbindungen mit den Melanophoren.



Textfig. 5.
Mit sechs zum Teil isolierten Erythrophoren vereinigter Melanophor.

Man findet nun nicht selten einen einzelnen abgerundeten Erythrophoren mit einem oder wenigen Fortsätzen in Verbindung mit einem einzelnen Melanophoren. Ein schönes Exemplar dieser Kombination zeigt die Fig. 89 der Taf. XII aus der Hirnhaut von *Gobius pictus.* Hier ist ein einfacher Erythrophor mit einem sternförmigen Melanophoren vereinigt; an einer Stelle ragt, umflossen von dem schwarzen Pigment, eine abgerundete, einfache, rote Masse hervor, aus welcher, gleich einer Flamme, mehrere rote Fortsätze hervorschießen. Auch die Fig. 6 und 7 der Taf. VIII, Fig. 31 und 40 (obere Kombination) der Taf. IX und Fig. 88 (noch nicht ganz ausgebildeter Erythrophor) der

Taf. XII zählen wohl hierher. Einige Male habe ich gesehen, daß in der Mitte eines großen Melanophoren mit ausgebreitetem Pigment eine ganz kleine, einfache Erythrophorenkugel lag, so daß ein auffälliges Mißverhältnis zwischen roter und schwarzer Masse bestand (Textfig. 3). Diese Fälle lassen sich wohl unzweifelhaft als eine Art Doppelzelle auffassen. Anfangs, als ich die schwarz-roten Vereinigungen entdeckte und die Entwicklung der Erythrophoren und Erythrophorenkombinationen noch nicht kannte, glaubte ich, daß alle schwarz-roten Gebilde eigenartige Doppelzellen wären. Wie ich aber in den Kapiteln IV, 4 und 5 ausgeführt habe, trifft dies nicht zu, vielmehr entspricht in den Kombinationen

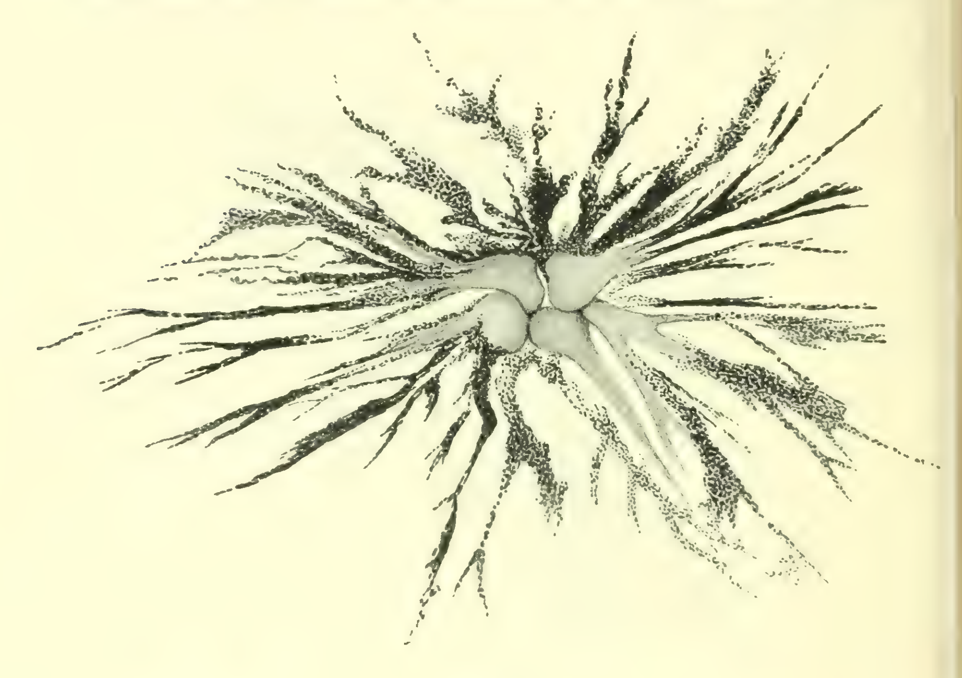


Textfig. 6.
Mit zahlreichen Erythrophoren vereinigter Melanophor.

wohl jede Kugel oder zwiebelartige Verdickung der roten Centralmasse einer Erythrophorenzelle. Ein Blick auf die Fig. 82 bis 85 der Taf. XII und Fig. 44 der Taf. X mag dies in die Erinnerung zurückrufen.

In bei weitem den meisten schwarz-roten Vereinigungen wird die rote Centralmasse nun von mehreren, bisweilen sehr zahlreichen Erythrophoren zusammengesetzt; ich zählte bis zu 20 und mehr. Sehr häufig fand ich vier bis acht unterscheidbare Erythrophoren. Die Unterscheidung ist oft schwierig, wenn nicht unmöglich, und nur dann einigermaßen sicher auszuführen, wenn das schwarze Pigment mehr expandiert ist, und stärkere Vergrößerung angewandt wird. Die

dichte Aneinanderlagerung, der feurig-rote Glanz der Kugeln und das die Kugeln oft bedeckende Melanin erschweren die Unterscheidung sehr. Bisweilen sind die Kugeln aber auch mehr locker aneinander gefügt und durch lochartige, helle Lücken voneinander getrennt. In Textfig. 4 sind zwei, in Textfig. 5 sechs und in Textfig. 6 mindestens neun Kugeln zu unterscheiden; Textfig. 4—6 stellen Kopien von LUMIÈREschen farbigen Photographien lebensfrischer Objekte dar. In Fig. 18 der Taf. VIII kann man deutlich vier, in Fig. 19 der Taf. VIII



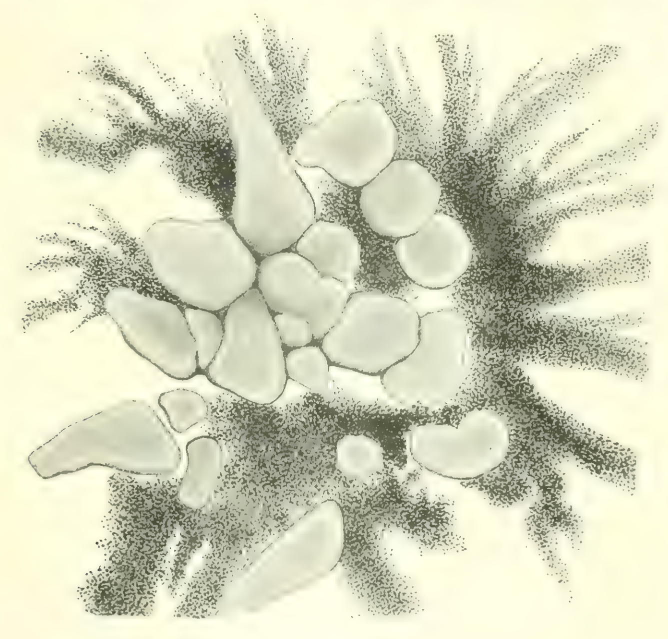
Textfig. 7.

Schwarz-rote Chromatophorenvereinigung. Das Melanin ist aus der Mitte, welche von mehreren Erythrophoren eingenommen wird, vollständig in die Fortsätze eingeströmt. In den Fortsätzen wird das rote Pigment zum Teil von Melaninhüllen umgeben.

wohl mindestens fünf Einzelrotzellen und ebenso viele in Textfig. 7 abgrenzen, die durch eine centrale, lochartige Lücke voneinander getrennt werden. In Fig. 37 der Taf. IX trifft man sechs, zum Teil voneinander isolierte, rote Körper mit völlig zusammengeballtem Pigment an. Die nach einem frischen Objekt gezeichnete Textfig. 8 besitzt sogar gegen 20 verschieden große, zum Teil voneinander ganz getrennte Erythrophorenstücke.

Sehr deutlich werden die Erythrophorenkugeln bei Anwendung

starker Vergrößerung in den Fig. 45—48 der Taf. X, welche die Centralteile von vier verschiedenen schwarz-roten Vereinigungen bei Untersuchung mit Zeissscher Ölimmersion 2.0 mm, Apert. 1,40, Compensationsocular 8 vorführen. In Fig. 45 liegen an der linken Seite drei sehr verschieden große Erythrophoren, in Fig. 46 sind es fünf, in Fig. 48 mindestens sieben abgerundete Kugeln. In Fig. 47 befinden sich rechts fünf mehr locker aneinander gereihte Kugeln, während links eine mehr ungegliederte, längliche, höckerige Masse frei zu Tage tritt, die vielleicht auch noch von mehreren Erythrophoren zusammengesetzt



Textfig. 8.

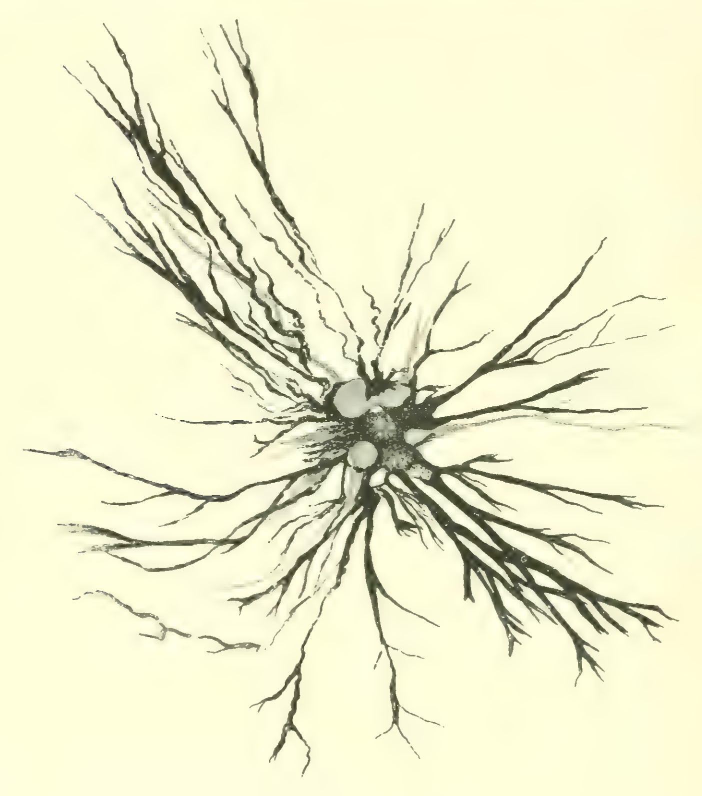
Centralteil einer sehr großen schwarz-roten Chromatophorenkombination. Im Centrum befinden sich zahlreiche, zum Teil isolierte Erythrophorenkörper.

ist; in der Mitte dieser roten Masse der Fig. 47 fällt wieder eine größere, helle Lücke auf.

Die roten centralen Massen der schwarz-roten Kombinationen sind mithin für gewöhnlich zusammengesetzte Körper, die von oft zahlreichen zusammengelagerten Einzelerythrophoren aufgebaut werden.

Wie verhalten sich nun die schwarzen Pigmentmassen im Centrum unsrer schwarz-roten Kombinationen? Auch die Beantwortung dieser Frage ist nicht so leicht und führt zu höchst beachtenswerten Aufschlüssen.

Da ist zunächst als auffälligste Erscheinung hervorzuheben, daß die schwarzen Pigmentmassen die roten mehr oder weniger umfließen. Das tritt am deutlichsten bei ausgebreitetem Pigment in die Erscheinung. Taf. VIII und X. Zunächst dringt die Masse der Melaninkörnchen in die Furchen zwischen den höckerig vorspringenden Erythrophoren ein und füllt diese aus, so daß entsprechend den Furchen schwarze



Textfig. 9.
Schwarz-rote Chromatophorenkombination. Das schwarze Pigment im Centralteil stark zerklüftet; in den Lücken befinden sich die Erythrophorenkörper.

Streifen zwischen den roten Kugeln entstehen (Fig. 45—48 der Taf. X). Dann lagert sich das schwarze Pigment auch in größerer Masse in die Vertiefungen und zu den Seiten der Erythrophorenklumpen ab (Fig. 45, 47 und 48 der Taf. X). Auch können sich die dunklen Pigmentmassen im Bereich der Centralmasse in zwei und drei, selbst mehr voneinander getrennte Stücke teilen. Hierdurch wird auf der roten Centralmasse eine unregelmäßige, sehr wechselnde, oft gitterförmige oder auch

zerklüftete, schwarze Zeichnung hervorgerufen, die schon bei schwacher Vergrößerung auffällt. Die meisten Figuren der Taf. VIII zeigen diese Erscheinung bei schwächeren Vergrößerungen. In Fig. 18 ist die Zerklüftung ziemlich weit gegangen, so daß die dunklen Pigmentäste wurzellosen Bäumen gleichen; ebenso in Fig. 20 und der Textfig. 7, wo das Melanin aus dem Centralteil fast ganz ausgewandert ist. In Fig. 19 sieht man das dunkle Gitterwerk um die centrale Lücke herum ausgebreitet. Auch in Fig. 48 der Taf. X und in Textfig. 9 tritt die unregelmäßige, dunkle Zeichnung hervor.

Das Merkwürdigste ist aber, daß das melaninhaltige Protoplasma der Melanophoren die Erythrophorenkugeln oft mit einem dünnen Überzuge umfließt, so daß die Erythrophoren, soweit sie eine freie Oberfläche besitzen, oft in förmlichen, dünnwandigen Kapseln dunklen Pigmentes stecken. In Fig. 48 der Taf. X erscheint dieser Überzug nicht vollständig, umso mehr aber in Fig. 47. Dieses Präparat hatte mehrere Tage in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglas gelegen; dadurch ist wohl eine Schrumpfung der Erythrophoren eingetreten. Infolgedessen scheinen sich die letzteren etwas zurückgezogen zu haben, so daß die sie umgebenden Melaninkapseln an der rechten Seite der Centralmasse sehr deutlich geworden sind.

Auch in Fig. 46 sieht man den dünnen schwarzen Pigmentüberzug, der besonders den mittleren Erythrophorenhöcker in dickerer Lage überzieht. Er hängt hier direkt zusammen mit den dünnen, hülsenartigen Überzügen, welche mehrere rote Fortsätze an deren Basis umhüllen und welche oben eingehend von mir beschrieben wurden.

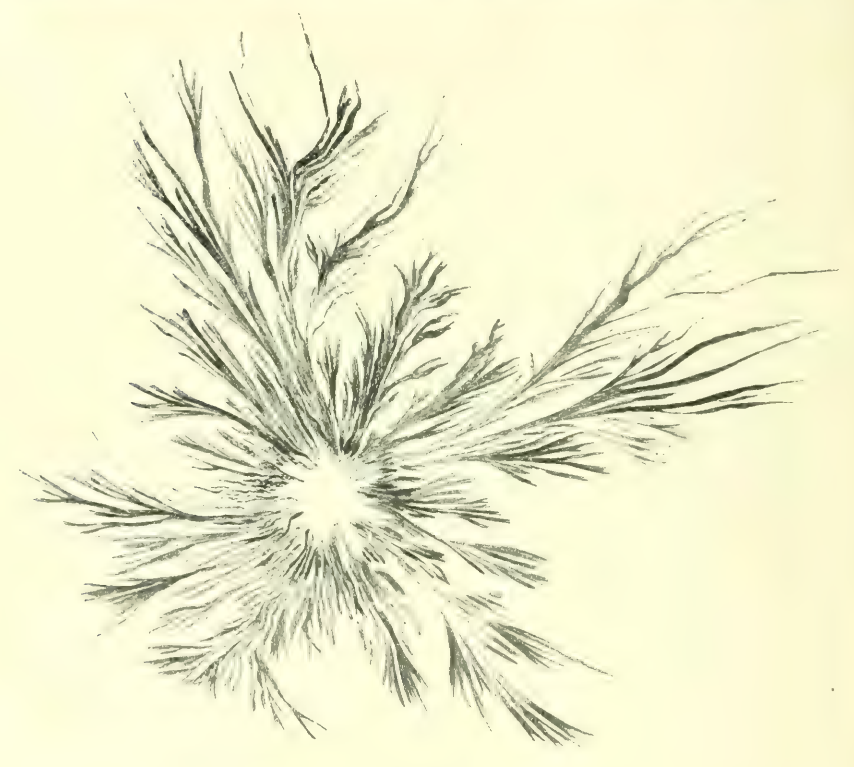
Das Formbestimmende sind hier mithin die Erythrophorenmassen, denen sich das Protoplasma der Melanophoren angepaßt hat, indem es die roten Massen zum Teil überzieht und sich in die Lücken einlagert, die übrig bleiben.

Diese Erscheinung erinnert sehr an die Befunde, welche ich an den chromatischen Organen von *Trachinus vipera*[1] gemacht habe, bei welchen auch die Melanophoren in dünner Lage die Oberfläche der Iridocytenkörper umgeben. Offenbar ist beides die gleiche Erscheinung. Es scheint mithin das kanalisierte Melanophorenprotoplasma die Eigenschaft zu besitzen, andre Zellkörper umfließen zu können.

Hat sich das schwarze und rote Pigment zusammengeballt und

[1] Vgl. E. Ballowitz, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophorenvereinigungen bei Knochenfischen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. CIV. 1913.

aus allen Fortsätzen centralwärts zurückgezogen, so bieten die schwarz-roten Vereinigungen Bilder dar, wie sie auf Taf. IX in den Fig. 29—40 dargestellt sind. Die angehäufte Melaninmasse verdeckt dann gewöhnlich einen großen Teil der Rotzellen, von welchen meist nur am Rande der schwarzen Masse abgerundete, leuchtend rote Klumpen vorragen; hier und da schimmert das rote Pigment auch durch die Mitte und dünnere Stellen der schwarzen Klumpen durch (Fig. 34 und 35).

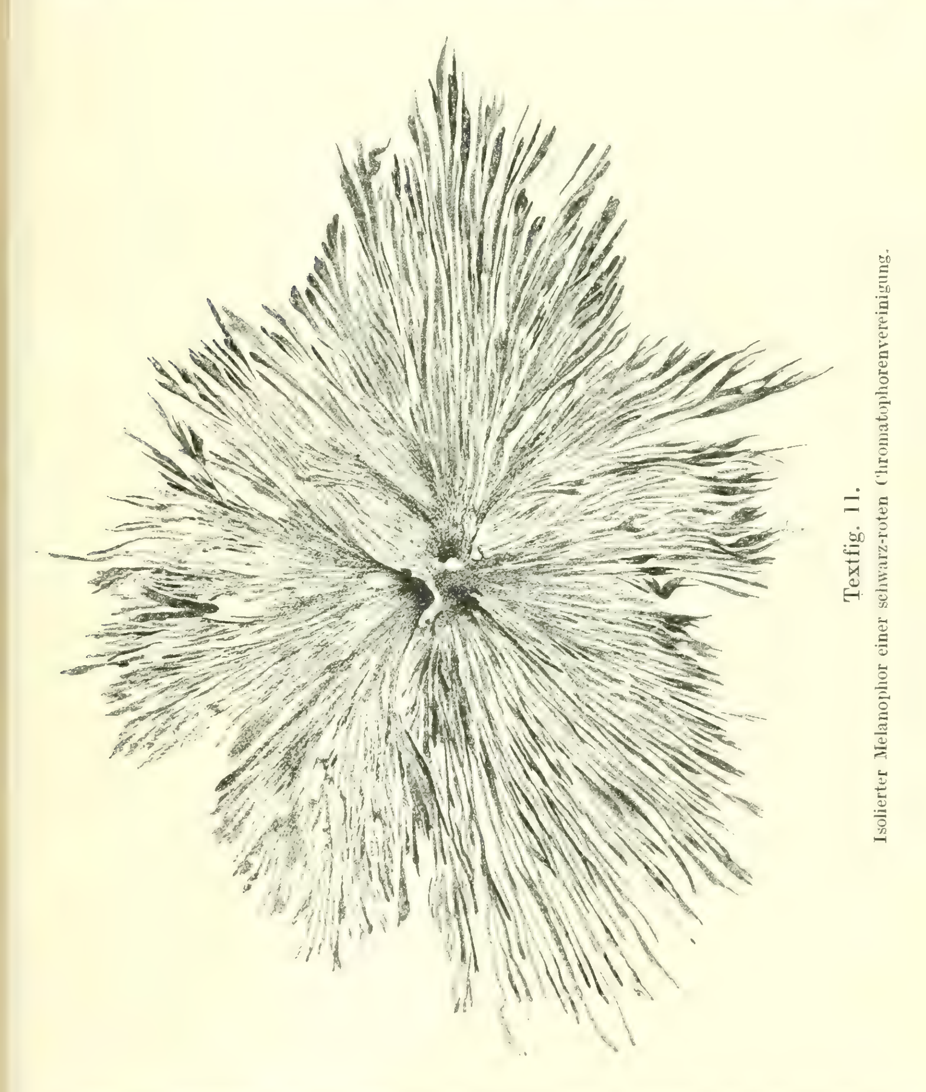


Textfig. 10.

Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung. Die Textfiguren 10—20 sind nach mit absolutem Alkohol vorbehandelten Balsampräparaten der Rückenhaut gezeichnet und stellen Melanophoren schwarz-roter Chromatophorenvereinigungen dar. Durch die Alkoholbehandlung ist der rote Farbstoff aufgelöst, so daß nur die Melanophoren isoliert sichtbar sind.

Das unregelmäßige, außerordentlich wechselnde Aussehen der centralen Melanophorenmasse bei ausgebreitetem Pigment tritt noch ausgeprägter hervor, wenn man den roten Farbstoff der Erythrophoren auflöst und dadurch das Melanin isoliert sichtbar macht. Alsdann erkennt man auch diejenigen dunklen Pigmentmassen, welche durch das stark lichtbrechende rote Pigment in dem lebensfrischen Präparat

verdeckt wurden. Der rote Farbstoff wird nun am einfachsten dadurch beseitigt, daß man die Hautstücke nach vorausgegangener Alkoholbehandlung in Balsam einschließt. Denn wie oben erwähnt, wird das rote Lipochrom sehr schnell durch Alkohol extrahiert, so daß in den

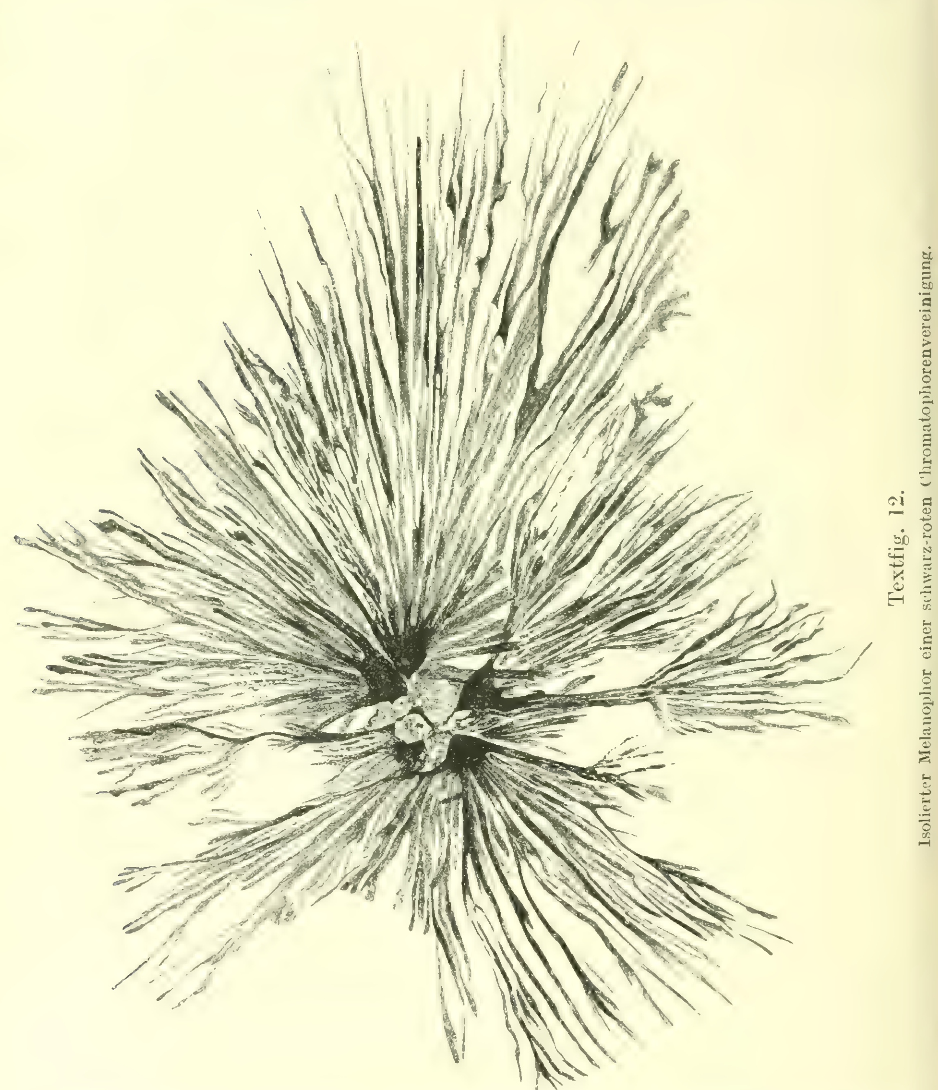


Textfig. 11.
Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.

Balsampräparaten auch keine Spur des roten Farbstoffes und damit der Erythrophoren selbst sichtbar bleibt.

Die alle bei der gleichen Vergrößerung gezeichneten Textfig. 10 bis 20 geben uns eine kleine Auswahl der so isolierten Melanophoren

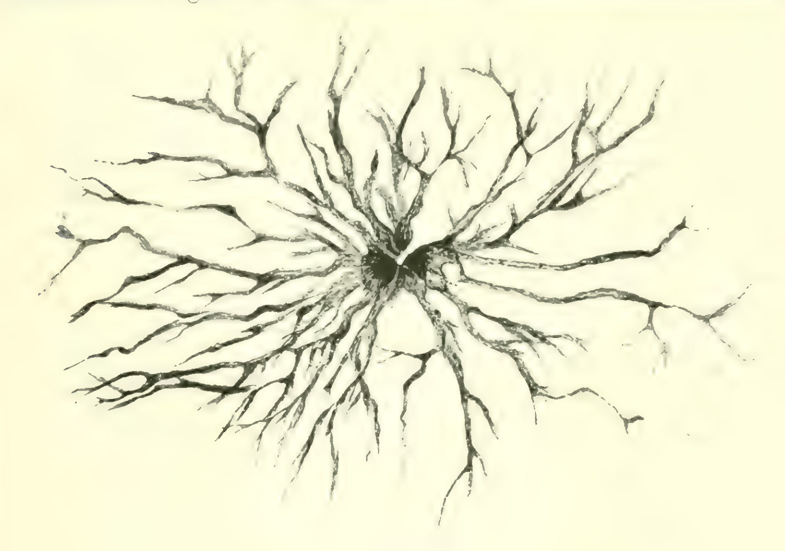
der schwarz-roten Kombinationen, die sich noch um viele Bilder vermehren ließe. Allen ist gemeinsam das unregelmäßige Aussehen des Centralteiles der Melaninzellen, das aber nur hervortritt, wenn das



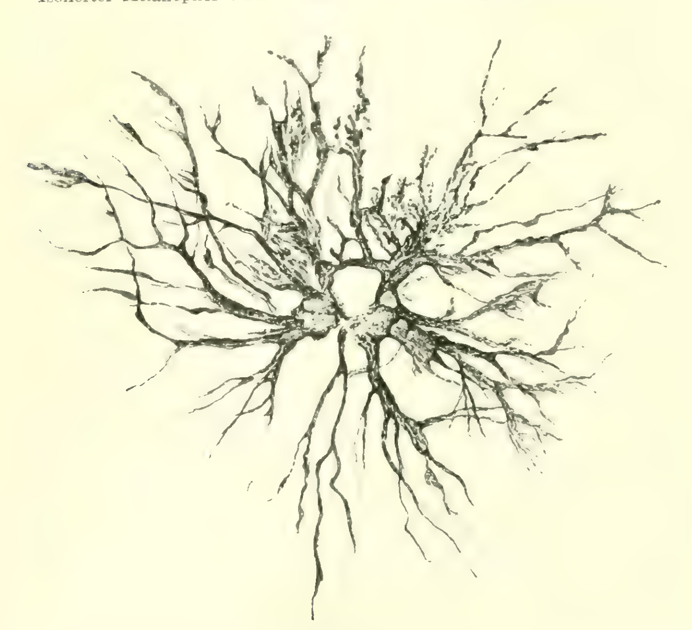
Textfig. 12.
Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.

Pigment in den Fortsätzen ausgebreitet ist. Ist das Pigment centralwärts zurückgeflossen und hier in dicker Lage angehäuft, so sind für gewöhnlich keine weiteren Einzelheiten zu erkennen, wie die meisten Figuren der Taf. IX zeigen.

Am einfachsten gestaltet sich das Bild in Textfig. 10, in welcher das sämtliche Pigment aus dem Centralteil in die Fortsätze geströmt ist,

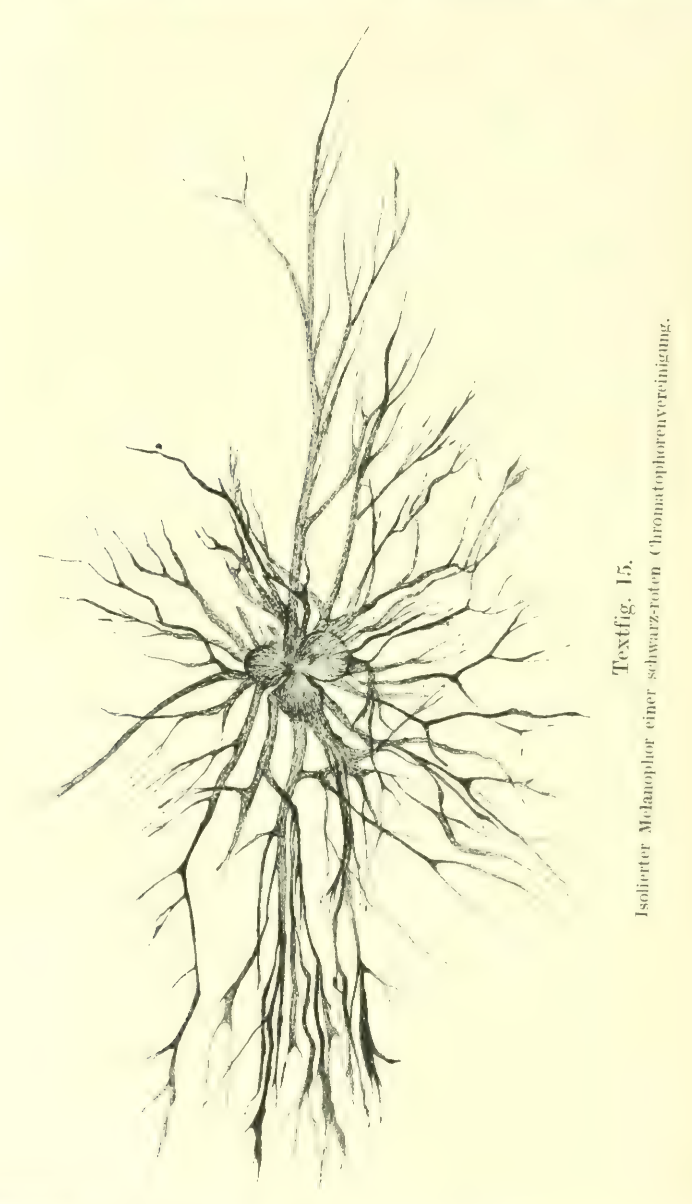


Textfig. 13.
Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.



Textfig. 14.
Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.

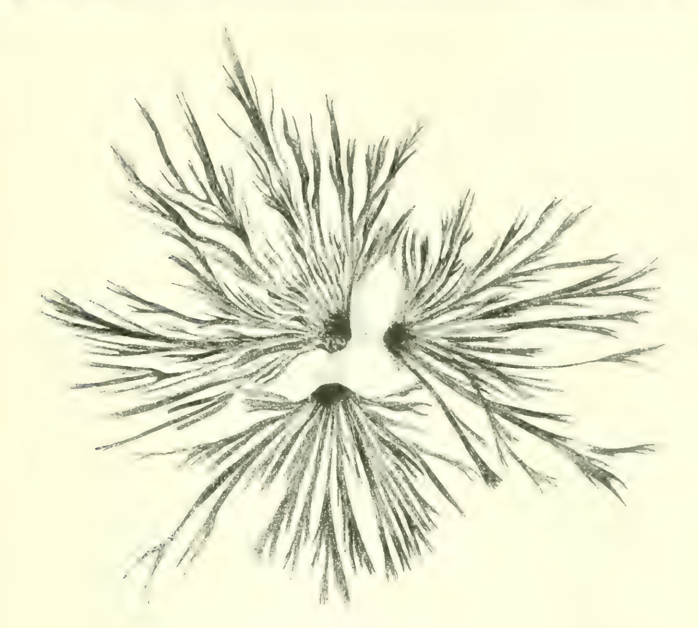
so daß die Mitte ganz hell erscheint, und die Fortsätze fast alle ohne gegenseitigen Zusammenhang sind. Wenn man diese Figur mit Text-



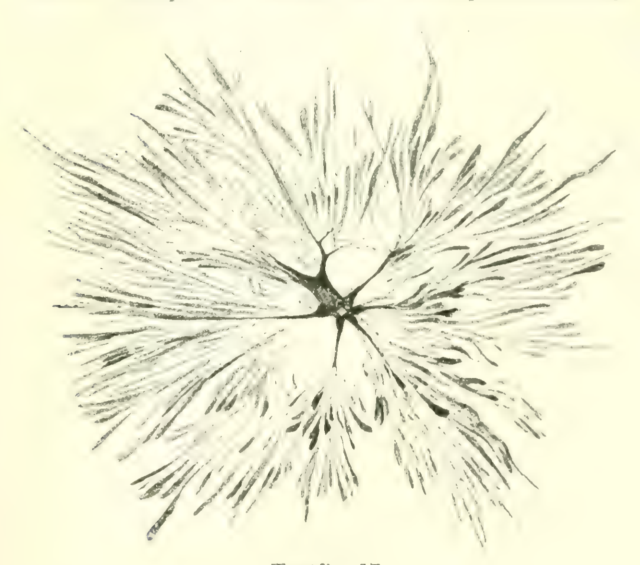
Textfig. 15.
Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.

fig. 7 vergleicht, in welcher die Mitte ausschließlich von den Erythrophorenkugeln eingenommen wird, so erhält man für Textfig. 10 die

Erklärung. Das völlige Abwandern des Melanins aus der Mitte, das häufig beobachtet wird, kann aber auch stattfinden, ohne daß sich

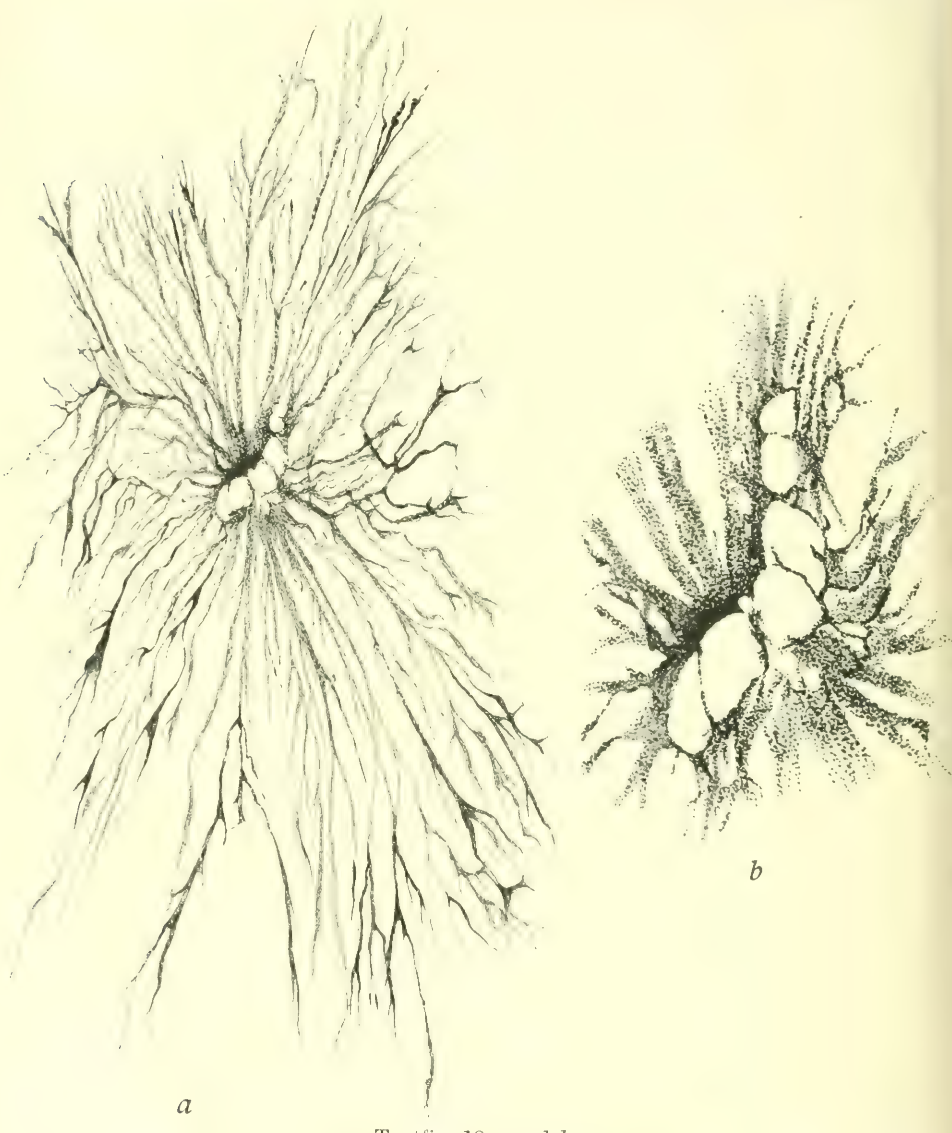


Textfig. 16.
Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.



Textfig. 17.
Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.

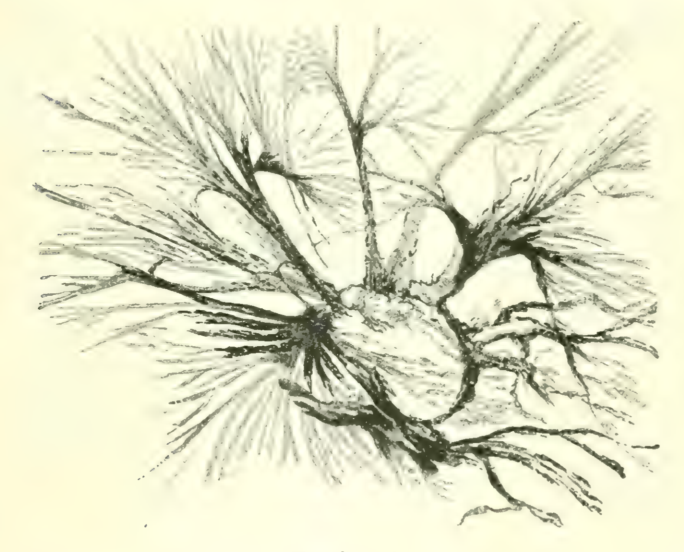
im Innern Erythrophoren befinden. In der Textfig. 7 sieht man übrigens auch, daß ein Teil der roten Fortsätze von Melaninhülsen umgeben



Textfig. 18 *a* und *b*.
Isolierter Melanophor einer schwarz-roten Chromatophorenkombination; *a*, ganzer Melanophor; *b*, Centralteil desselben bei etwas stärkerer Vergrößerung.

wird. Dadurch kommt es, daß die durch Auflösung des roten Farbstoffes isolierten Melaninäste bisweilen röhrenförmig erscheinen. In

den sehr großen, reich und dicht verzweigten, fast rasenartig erscheinenden Melanophoren der Textfig. 11 und 12 ist der Centralteil unregelmäßig zerklüftet. In den spärlicher verzweigten Pigmentzellen der Textfig. 13—15 kann man ohne Mühe die Kapseln bzw. Hohlräume unterscheiden, in welchen die Erythrophorenkugeln lagerten. In Textfig. 16 ist der ganze Melanophor durch einen dreiteiligen, früher von den Rotzellen eingenommenen Hohlraum in drei, fast völlig voneinander getrennte Abschnitte zerlegt, so daß man meinen könnte, drei selbständige Melanophoren vor sich zu haben. In Textfig. 17,



Textfig. 19.
Centralteil eines isolierten Melanophors einer besonders großen schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.

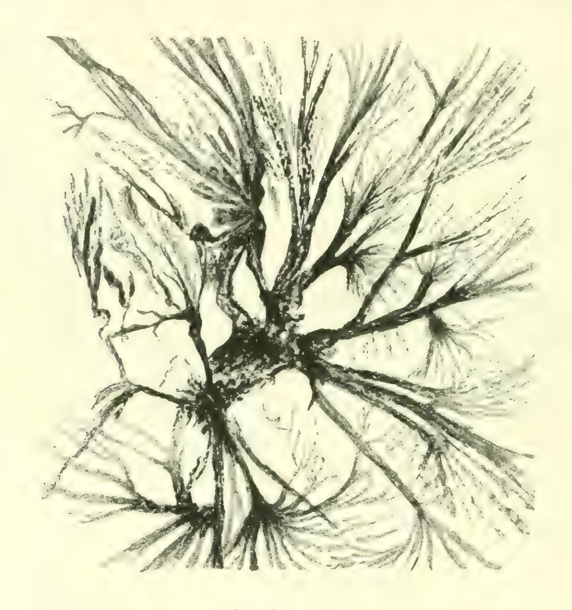
die etwas an die radiäre Pigmentausstrahlung in den chromatischen Organen von *Trachinus vipera*[1] erinnert, lagen jedenfalls mehrere, nach den hellen Lücken zu urteilen, sechs bis sieben Erythrophorenkugeln um das Centrum herum, so daß die Melaninmasse dazwischen eine strahlige Anordnung erhalten hat. Hervorzuheben ist, daß in der Mitte des Melaninsterns ein heller, kleiner Punkt deutlich ist, der sehr wahrscheinlich die Sphäre des Melanophors darstellt.

In Fig. 18*a* waren die Erythrophoren mehr in einer gebogenen Linie angeordnet, wie die sechs aufeinanderfolgenden Lücken in

[1] E. Ballowitz, l. c.

Textfig. 18*b* bei etwas stärkerer Vergrößerung zeigen. Die Textfig. 19 und 20 schließlich stellen die Centralteile besonders große Melanophoren dar, die außerordentlich unregelmäßig strukturiert sind und ein förmliches, wenn auch sehr unregelmäßiges Netzwerk aufweisen, weil hier jedenfalls eine größere, auch unregelmäßige Erythrophorenmasse gelegen hatte.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, wie außerordentlich verschieden und unregelmäßig die centrale Masse der Melanophoren durch ihre Verbindung mit den Erythrophoren umgestaltet wird.

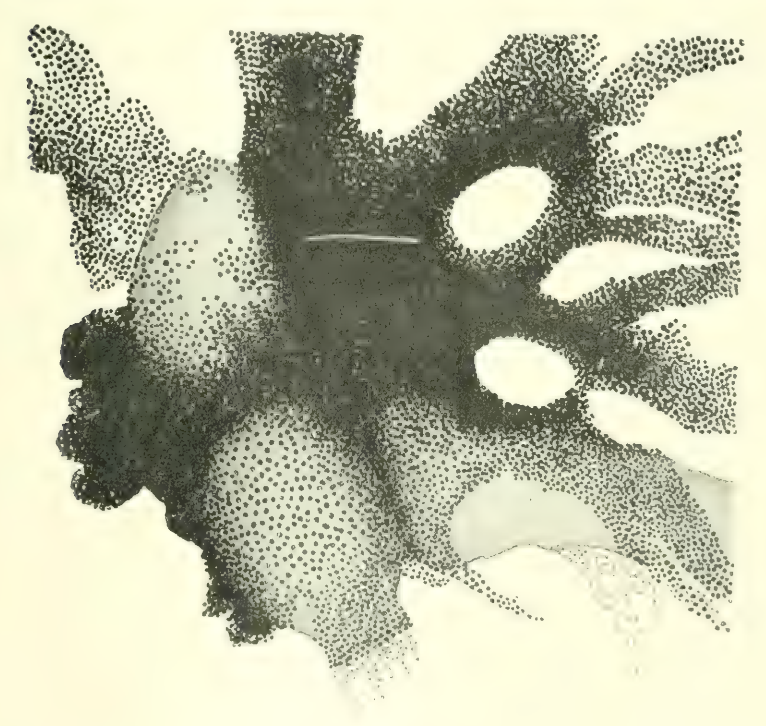


Textfig. 20.
Centralteil eines isolierten Melanophors einer besonders großen schwarz-roten Chromatophorenvereinigung.

Nunmehr bleibt noch zu entscheiden, ob die schwarzen Pigmentmassen der schwarzroten Kombinationen einfache Zellen sind oder vielmehr, ähnlich den roten Massen, Vereinigungen mehrerer Melanophoren darstellen.

Auch diese Entscheidung ist nicht so leicht zu treffen, da die schwarze Pigmentmasse, wie geschildert, meist stark zerklüftet und unregelmäßig ist. Infolgedessen ist es meist nicht möglich, Sphäre und Kern genau festzustellen. Ich habe daher nur selten in den großen, reich verzweigten Kombinationen Andeutungen einer Sphäre (vgl. Textfig. 17) und von Kernen gesehen. Wenn ich Kerne als deutliche,

helle Kernflecke überhaupt erkennen konnte, waren es in den großen Kombinationen nicht mehr als zwei. Textfig. 21 zeigt bei Immersionsvergrößerung in der schwarzen Pigmentmasse, die drei deutlich unterscheidbare Erythrophorenkugeln kapselartig umgibt, rechts zwei ovale, ausgesparte, helle Flecken, die wohl den Kernen entsprechen können. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß nicht auch mehrere Kerne in diesen Melanophoren vorhanden sein könnten; dies erscheint mir sogar



Textfig. 21.

Centralteil einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung bei Immersionsvergrößerung (ZEISS, homog. Immersion, 2 mm, Komp.-Ocul. 8). Links und unten drei in Melaninkapseln befindliche Erythrophorenkugeln. Rechts zwei helle, ovale Kernflecke des Melanophoren.

nicht unwahrscheinlich. Besser lassen sich die kleinen sternförmigen Melanophoren bei ausgebreitetem Pigment untersuchen, die sich in der Hirnhaut und Scheitelhaut bisweilen mit Erythrophoren kombinieren (Fig. 94*a* der Taf. XII).

Hier habe ich sehr deutlich nur eine Sphäre und meist zwei leicht unterscheidbare Kerne gesehen. In seltenen Fällen traf ich in etwas größeren Melanophorensternen aber auch, neben einer einzigen Sphäre,

vier Kerne an, so daß die Möglichkeit nicht auszuschließen ist, daß hier zwei Melanophoren zu einer Masse zusammengeflossen waren. Dabei ist aber hervorzuheben, daß ich bei Beobachtung der lebenden Melanophoren mit strömendem Pigment niemals gesehen habe, daß eine offene Kommunikation der Melanophoren bestand, auch nicht, wenn die ausgebreiteten Fortsätze benachbarter Melanophoren unmittelbar aneinander stießen.

Ganz unzweifelhaft sind aber wohl die getrennten, selbständig verzweigten Pigmentmassen, die bisweilen besonders großen Erythrophorenklumpen anliegen, einzelne Melanophoren. Das ist wohl sicher der Fall in Fig. 5 der Taf. VIII. Hier sieht man drei große, reich verzweigte Melanophoren einer auffällig großen, zusammengesetzten Erythrophorenmasse dicht angelagert, doch so, daß die schwarzen Zellen noch voneinander abgegrenzt sind. Links davon liegt eine frei gebliebene Gruppe von drei zusammengetretenen Erythrophoren. Anderseits ist in Fig. 8 (rechts) der Taf. VIII an einem sehr umfangreichen Erythrophorenhaufen nur ein Melanophor zu erkennen. Ob die oft auffällige Zerklüftung der schwarzen Pigmentmasse (vgl. z. B. Textfig. 12 und 16) unter Umständen als Ausdruck einer Zusammensetzung aus mehreren Melanophoren zu deuten ist, bleibt zweifelhaft.

Aber auch bei Chromatophoren mit zusammengeballtem Pigment (Taf. IX) habe ich nicht selten Bilder erhalten, welche darauf schließen lassen, daß bisweilen mindestens zwei, wenn nicht mehr Melanophoren die Kombination aufbauen können. So sehen wir in Fig. 38 zwei völlig getrennte, etwas abgerundete Melanophorenscheiben, welche in der Mitte zwischen sich einen Erythrophoren fassen, der zum Teil von dem schwarzen Pigment bedeckt wird. Noch mehr sind zwei Melanophoren in Fig. 37 von einander abgerückt und erscheinen hier ganz selbständig; sie liegen an den Enden einer großen roten Pigmentmasse, welche sich aus sechs voneinander abgrenzbaren Erythrophoren aufbaut. Unsicherer wird die Entscheidung in den Fig. 25, 26 und 29. Hier ist auch das zusammengeballte Pigment, wie oft, stark zerklüftet. Diese Zerklüftung ist in den Fig. 25 und 29 so weitgehend, daß in der ersteren zwei, in der letzteren Figur sogar drei fast ganz getrennte große Melaninklumpen vorliegen, die nach Form und Größe sehr wohl Einzelmelanophoren darstellen könnten; die Klumpen scheinen nur durch eine oder zwei ganz schmale Pigmentbrücken miteinander in Verbindung zu stehen. Auch das Verhalten der Kerne kann hier keinen Aufschluß geben, da Kerne in dem zusammengeballten schwarzen Pigmentkörper nicht mehr vorhanden sind; wie ich nachgewiesen

habe[1], bleiben die Melanophorenkerne bei dem Zurückströmen des Melanins meist außerhalb des Pigmentklumpens im pigmentfrei werdenden Chromatophorenprotoplasma liegen. In den dickeren Hautstücken sind die Kerne alsdann aber nicht mehr als zu den Chromatophoren gehörig mit Sicherheit in dem frischen Präparat zu erkennen.

Wenn ich demnach das Ergebnis aus diesen Beobachtungen ziehe, so ist anzunehmen, daß die schwarze Pigmentmasse der schwarzroten Vereinigungen wohl meist einem Melanophoren angehört, daß sie bisweilen aber auch von zwei oder mehreren Schwarzzellen gebildet werden kann.

V, B. Sternförmige Chromatophorenvereinigungen.

(Tafel XI und Fig. 91. 94 und 95 der Tafel XII.)

Auf Tafel XI stellen die Figuren 50—59 ein Situationsbild bei schwacher 102facher Vergrößerung dar.

Die sternförmigen Chromatophorenvereinigungen sind in der Gobiidenhaut nicht so zahlreich und so allgemein verbreitet, wie die schwarzroten Kombinationen, werden aber auch in großer Menge angetroffen. Ihr Verbreitungsgebiet wurde oben schon näher angegeben.

Sie finden sich zu größeren oder kleineren Gruppen zusammengelagert am Kopf, besonders in der Scheitelgegend, und am Rücken, hier vor allem in den irisierenden sattelförmigen Flecken. An den Seiten nehmen sie nach unten hin ab und werden hier kleiner und unregelmäßig.

Die Grundlage dieser sternförmigen Vereinigungen bilden die mit Guaninkristallen angefüllten Iridocyten. Vgl. hierüber auch Kapitel IV, 2. Wie die Figuren der Taf. XI und Fig. 91, 94 *a* und *b* und Fig. 95 der Taf. XII illustrieren, sind die Iridocyten dünne, meist schmale, langgestreckte Zellen, die sich gewöhnlich an dem einen Ende keilförmig verbreitern. Diese Keilform wird besonders in der Hirnhaut (Fig. 74—76) auffällig; nur selten (Fig. 75) werden die Zellen mehr unregelmäßig vieleckig. Das breite, keilförmige Ende kann durch einen oder doch nur wenige Einschnitte gelappt oder in schmale Fortsätze zerspalten werden und dadurch unregelmäßig gestaltet sein. Vgl. z. B. Fig. 63.

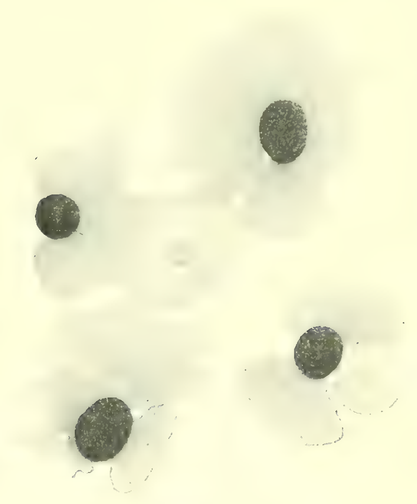
Wenn die Guaninkristalle ausgebreitet sind, wird gewöhnlich der Kern als rundliche oder ovale, helle, ausgesparte Stelle sichtbar, die

---

[1] E. Ballowitz, Das Verhalten der Zellkerne bei der Pigmentströmung in den Melanophoren der Knochenfische. (Nach Beobachtungen am lebenden Objekt.) Biologisches Centralblatt, Bd. XXXIII, Nr. 5. 20. Mai 1913.

frei von den Kristallen bleibt; er liegt fast immer in dem breiteren, im Stern nach außen gewandten Abschnitt der Zelle. Gewöhnlich ist in einem Iridocyten nur ein heller Kernfleck sichtbar, bisweilen (Fig. 75 oben) werden aber auch zwei davon angetroffen. Die Kernflecke dürfen nicht mit Vacuolen verwechselt werden, welche sich in den Iridocyten bei längerem Liegen der Präparate bilden können. Ballen sich die Guaninkristalle auf einem kleineren Raum durch Zurückströmen zusammen, so werden die Kerne unsichtbar, da die Kristalle sich aus der Umgebung des Kernes zurückziehen, so daß die Kernbegrenzung verschwindet. Vgl. Fig. 77 und 78.

Hinsichtlich der Guaninkristalle verweise ich auf die oben in Kapitel IV, 2 gegebene nähere Beschreibung der Iridocyten. Es sei nur noch erwähnt, daß, wenn auch selten, die Guaninkristalle in den einzelnen Iridocyten eines Sternes verschieden gestaltet sein können.



Textfig. 22.
Gruppe von vier kleinen Iridocytensternen, in jedem ein Melanophor. Außerdem zwei Xanthophoren mit Erythrom. Rechts eine nur von zwei Iridocyten gebildete Vereinigung mit einem Melanophor und einem Xanthophor. Aus der Hirnhaut.

Diese Guaninzellen lagern sich nun in einer Ebene parallel der Hautoberfläche mit ihren schmalen Enden zusammen, so daß die breiten Enden nach außen sehen, und alle Zellen von einem centralen Punkt aus radiär ausstrahlen. So entstehen die typischen, zierlichen, für die Haut unsrer Gobiiden so überaus charakteristischen Iridocytensterne oder Iridocytenrosetten.

Die Zahl der Einzeliridocyten, welche die Sterne bilden, ist sehr verschieden und bedingt auch die sehr differente Größe der letzteren; je größer die Sterne, umso zahlreicher sind auch die sie zusammensetzenden Zellen. Der nach den Ausbreitungsphasen des Guanins wechselnde Durchmesser der Sterne betrug im allgemeinen 0,027—0,1 mm und etwas darüber. Die Figuren der Taf. XI sind, mit Ausnahme des bei schwächerer Vergrößerung gezeichneten Situationsbildes der Fig. 50—59, sämtlich bei der gleichen, 430—450fachen, Vergrößerung dargestellt und geben eine Anschauung von der sehr verschiedenen Größe der Sterne.

Die kleinste Anzahl von Iridocytenstrahlen, bis 8, trifft man demnach in den kleinen Sternen (Fig. 60—67, 74—76); die Zweizahl, wie sie Textfig. 22 rechts zeigt, habe ich jedoch nur sehr selten angetroffen. Weit häufiger sind schon drei bis fünfstrahlige Sterne. Die großen Sterne können 1—2 Dutzend, ja noch mehr, Iridocytenstrahlen aufweisen, ich habe an solchen bis zu 25 zählen können. Vgl. Fig. 69, 71—73, 79 der Taf. XI, Fig. 94 und 95 der Taf. XII.

Gegen das Centrum hin nähern sich die verschmälerten Enden der Iridocyten mit ihren Rändern, so daß man sie hier oft nicht deutlich von einander abgrenzen kann. Ihre äußeren, verbreiterten Enden sind dagegen bei ausgeströmter Kristallmasse deutlich voneinander getrennt, so daß die einzelnen Guaninzellen hier gut unterschieden werden können.

Sind die Guaninkristalle in den Kanälchen der Zellen ausgebreitet, so stoßen die schmalen Enden der Iridocyten in der Mitte des Sternes gewöhnlich ganz oder fast ganz zusammen, so daß kein oder nur ein kleines helles Centrum von ihnen frei bleibt (Fig. 62 und 76 der Taf. XI, Fig. 91 der Taf. XII). Es kann aber auch die Mitte des Sternes von Guanin ganz frei bleiben (Fig. 79).

Das letztere tritt in sehr auffälliger Weise meist ein, wenn das Guanin sich in den Zellen zusammenballt. So sehen wir in den Fig. 77 und 78 der Taf. XI und Fig. 95 der Taf. XII ein großes, helles, freies, meist kreisrundes Centrum, so daß das Gebilde mehr einem Strahlenkranze oder einer Blumenrosette gleicht.

Alsdann fallen bisweilen auch Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Strahlen auf, welche vorher nicht so deutlich zu unterscheiden waren, wie in Fig. 77 der Taf. XI und Fig. 95 der Taf. XII. Hier ist ein Iridocyt aus dem Kreise der übrigen etwas herausgetreten und in das Centrum des Kranzes verlagert. Bei den kleinen Sternen mit wenigen Strahlen werden Unregelmäßigkeiten häufiger angetroffen, besonders bei jungen Fischen. Wenn auch hier schon ausgebildete Sterne vorkommen, so besitzen die meisten Iridocytenzusammenlagerungen doch noch ein unregelmäßiges, unfertiges Aussehen. Vgl. Fig. 81 und 82 der Taf. XII, Situationsbild aus der Haut eines jungen $2^1/_2$ cm langen *Gobius minutus.*

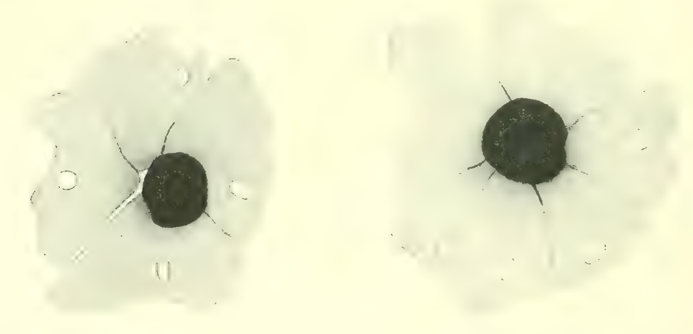
Diese sternförmige Zusammenlagerung der Iridocyten ist nun nicht das einzige, was den Iridocytenvereinigungen eigentümlich ist und sie bemerkenswert macht. Dazu kommt vielmehr noch die regelmäßige Vereinigung mit andersartigen Chromatophoren, so daß förmliche organartige, zusammengesetzte Bildungen daraus hervorgehen.

Völlig isolierte, für sich allein bestehende Iridocytensterne sind nämlich recht selten, so daß man in den Präparaten meist lange danach suchen muß. Sie kommen aber hier und da auch bei den großen alten Fischen vor, werden aber nur von wenigen Iridocyten gebildet und bleiben daher klein; auch sind sie nicht selten mehr unregelmäßig. Fig. 60 der Taf. XI führt einen solchen reinen Iridocytenstern vor, der sich aus sieben Einzelstrahlen aufbaut, von denen der eine das Centrum nicht ganz erreicht.

Wie hervorgehoben, sind diese reinen Iridocytensterne aber recht selten und verschwinden ganz gegen ihre Kombinationen mit andern heterochromen Farbstoffzellen.

V, B. 1. Iridocytensterne mit Melanophoren.

Am häufigsten findet man mit den Iridocytensternen die Melanophoren vereinigt. Gewöhnlich befindet sich in der Mitte eines jeden



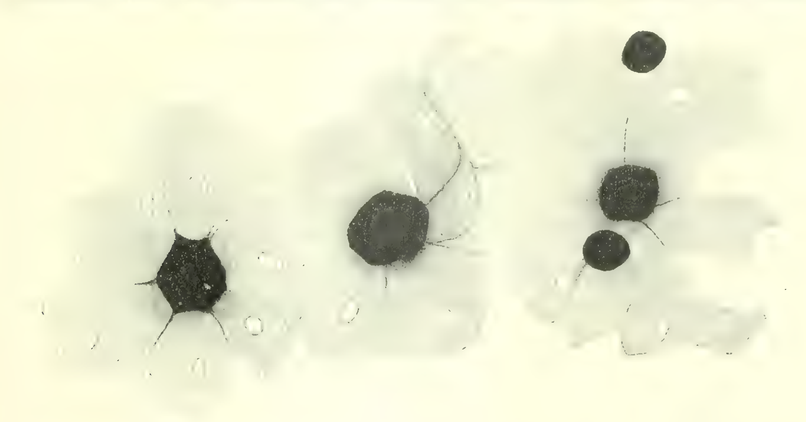
Textfig. 23. Textfig. 24.

Zwei kleinere Iridocytensterne mit je einem centralen Melanophor, aus der Hirnhaut.

Sternes ein einziger Melanophor und zwar so, daß er das Centrum des Sternes verdeckt; seine Sphäre muß daher ziemlich genau mit der Sternmitte zusammenfallen. Nur selten liegt dieser in Einzahl vorhandene Melanophor excentrisch. Die meisten Figuren der Taf. XII, Fig. 91—94*b* der Taf. XII und die Textfig. 22—25 zeigen diesen centralen Melanophor mit zusammengeballtem Pigment. In den Fig. 71, 73 und 80 der Taf. XI ist das Pigment zum Teil noch in den Fortsätzen vorhanden. In Fig. 94*a* der Taf. XII mit fast völlig ausgebreiteten Guaninkristallen in den Iridocyten, welche nach dem lebenden Objekt gezeichnet wurde, ist das Melanin in die centrale Hälfte der Melanophorenäste ausgeströmt, während ihr peripherischer Teil noch

davon frei geblieben ist. In der Pigmentzelle erkennt man die centrale Sphäre und die beiden sehr deutlichen Kerne. In solchen Präparaten mit ausgebreitetem Pigment stellt man fest, daß diese Melanophoren der Iridocytensterne dem oben in Kapitel IV beschriebenen, sternförmigen Melanophorentypus mit keilförmigen, wenig verzweigten Fortsätzen angehören. Ist das Pigment in dem centralen Melanophor völlig ausgeströmt, so überlagert und verdeckt es die ganze oder fast die ganze ausgebreitete Guaninmasse des Iridocytensternes. Fig. 94*b* zeigt dasselbe Präparat nach Verlauf von 12 Stunden mit völlig retrahiertem Melanin; gleichzeitig ist auch die Masse der Guaninkristalle zusammengeballt.

Wie die Einstellung ergibt, befindet sich der Melanophor an der dorsalen Seite des Sternes und wölbt die centralen Enden der Irido-



Textfig. 25.
In einer Reihe zusammengelagerte Gruppe von drei Iridocytensternen mit Melanophoren.

cyten ein wenig nach unten hin vor, besonders wenn die dunkle Pigmentmasse zusammengeballt ist. Ist die Pigmentmasse völlig ausgebreitet, so läßt sich erkennen, daß die Pigmentfortsätze auch ein wenig in die Lücken zwischen den Iridocytenstrahlen nach unten hin vordringen.

Die Iridocytensterne besitzen am häufigsten nur diesen einen centralen Melanophor. Nicht selten befinden sich aber auch im Bereich eines Sternes zwei Melanophoren, welche alsdann exzentrisch liegen und die Sternmitte gewöhnlich ganz frei lassen, wenn ihr Pigment retrahiert ist. Die Fig. 76, 78 und 79 der Taf. XI liefern hierfür Beispiele. In dem bei schwacher, 102facher Vergrößerung gezeichneten Situationsbilde aus der Scheitelhaut eines erwachsenen *Gobius*

minutus hat es sich zufällig getroffen, daß an dieser Stelle die Iridocytenkombinationen mit zwei exzentrischen Melanophoren besonders häufig waren (Fig. 51, 55, 56 und 59).

Sterne mit drei und mehr Melanophoren (Textfig. 25 rechts) sind schon seltener, werden aber auch dann und wann bei besonderer Größe der Sterne angetroffen. Vgl. Fig. 95 auf Taf. XII mit drei exzentrisch gelagerten Melanophoren. Ich habe bis sechs Melanophoren im Bereich eines Sternes liegen sehen, die Melanophoren sind dann meist ungleich groß.

Iridocytensterne, in welchen ausschließlich nur Melanophoren, sei es in der Einzahl oder in der Mehrzahl, vorkommen, sind nur selten. Am häufigsten habe ich sie noch in der Hirnhaut angetroffen, vgl. Textfig. 23—25. Meist finden sich mit solchen Kombinationen auch Xanthophoren vereinigt.

V, B. 2. Iridocytensterne mit Xanthophoren.

In Kapitel IV 3, Seite 543, wurde ausgeführt, daß die Xanthophoren in der Gobiidenhaut sehr häufig sind. Es kann daher nicht befremden, daß auch die Gelbzellen sich regelmäßig mit den Iridocyten vereinigen. Am wenigsten häufig findet man in den Sternen ausschließlich Xanthophoren, ohne Melanophor. Fig. 61 der Taf. XI zeigt einen von sieben keilförmigen Strahlen gebildeten Stern, in dessen Mitte ein großer Xanthophor mit Erythrom lagert an einer Stelle, die sonst für gewöhnlich von dem Melanophor eingenommen wird. Häufiger sind die Kombinationen, in welchen die Sternmitte frei bleibt, und die Gelbzellen sich exzentrisch anlagern. In Fig. 70 der Taf. XI liegt rechts ein kleiner, vierstrahliger Stern mit einem etwas exzentrisch gelagerten Xanthophor. In der siebenstrahligen Rosette links von der großen Figur der Abbildung 71 der Taf. XI sind es zwei exzentrische Gelbzellen, in der Fig. 62 deren drei, von denen die obere ein besonders großes Erythrom besitzt. Die Xanthophoren können an den größeren Sternen auch noch zahlreicher werden; es wurden bis acht gefunden. Übrigens variiert das Vorkommen dieser Vereinigungen der Guaninsterne mit den Xanthophoren nach den Individuen; bei manchen Exemplaren habe ich sie häufiger angetroffen, bei andern mußte man danach suchen.

An den Rumpfseiten gegen den Bauch hin, nehmen die Iridocyten in einer breiten Zone mehr abgerundete Form an und lagern sich hier oft zu lockeren Gruppen oder netzigen Strängen zusammen, welchen Xanthophoren in größerer Zahl angeschmiegt sind.

V, B. 3. Iridocytensterne mit Melanophoren und Xanthophoren.

Diese Chromatophorenvereinigung ist bei weitem die häufigste und stellt die typische Chromatophorenkombination unsrer Gobiiden dar. Nur selten liegt dabei die Gelbzelle im Centrum, so daß der oder die Melanophoren aus der Mitte herausgedrängt sind und eine exzentrische Lage angenommen haben, wie es die Fig. 63 der Taf. XI erläutert. Wenn nur ein Melanophor vorhanden ist, so befindet sich dieser fast immer im Centrum des Sternes, die Gelbzellen dagegen liegen alsdann exzentrisch und, wenn mehrere davon vorhanden sind, unregelmäßig über die Platte des Sternes verstreut. In den kleinen Sternen (Fig. 64, 66—68 der Taf. XI, Textfig. 22 rechts) ist häufig nur ein Xanthophor neben dem Melanophor vorhanden; es können aber auch hier schon zwei bis mehrere Gelbzellen hinzukommen, wie es in Fig. 65 und 70 der Taf. XI zu sehen ist. In den großen Sternen ist das fast regelmäßig der Fall. So besitzen die Sterne in den Fig. 71, 72, 79 drei, in den Fig. 69 der Taf. XI und Fig. 95 der Taf. XII vier und in der Fig. 73 fünf exzentrisch gelagerte Gelbzellen. Ihre Zahl kann aber noch größer werden; ich zählte bis sechs Xanthophoren in einer Rosette. Sind zwei oder mehrere Melanophoren da, die, wie oben geschildert, alsdann exzentrisch liegen, so bleibt trotzdem gewöhnlich die Sternmitte von Xanthophoren frei; nur selten nähert sich eine Gelbzelle mehr der Mitte, wie es in Fig. 95 der Taf. XII der Fall ist.

Ich traf die Xanthophoren in diesen Kombinationen gewöhnlich mit centralwärts retrahiertem Pigment an, so daß ihre Begrenzung meist kreisförmig, nicht selten aber auch etwas unregelmäßig erschien. Hier und da war aber auch das gelbe Pigment in die Fortsätze ausgeströmt, so daß es im Bereich der Sterne größere Flächen bedeckte und mit gelben Fortsätzen auch die Iridocytensterne überragte. (Vgl. Fig. 80 der Taf. XI). In jeder Gelbzelle befand sich ein Xanthom bzw. noch häufiger ein Erythrom (siehe Kapitel IV, 3).

Stellt man sich vor, daß die Guaninkristalle der Iridocyten bei bestimmtem Lichteinfall lebhaft irisieren, so leuchtet ein, daß diese Chromatophorenkombinationen in den mikroskopischen Flächenpräparaten der Haut bei schwachen Vergrößerungen ein sehr zierliches und buntes Bild gewähren müssen. Die Fig. 50—59 der Taf. XI sind bei schwächerer, 102facher Vergrößerung in der gegenseitigen natürlichen Zusammenlagerung der bunten Sterne genau nach dem Präparat (Scheitelhaut von *Gobius minutus*) gezeichnet und geben eine Anschau-

ung von der Zusammenlagerung der Sterne. Es kommt nicht selten vor, daß sich zwei oder einige wenige Sterne dicht aneinanderlagern und kleinere zusammenhängende Gruppen bilden. So haben sich in Fig. 52 und 59 je zwei Sterne vereinigt, lassen sich aber noch voneinander abgrenzen. In der Textfig. 25 (Hirnhaut von *Gobius minutus*) sind es ihrer drei, die sich zu einem Streifen zusammengeschlossen haben. Auch kann ein einfacher Stern sich ein wenig in die Länge strecken (Fig. 57).

Sehr lehrreich werden die Iridocytensterne, in welchen die Zusammenballung der Guaninkristalle eingetreten ist. Die Sternstrahlen erscheinen alsdann bis auf ein Drittel und weniger ihrer Länge im ausgedehnten Zustande verkürzt. Die Zusammenballung geschieht gegen die Mitte hin, wobei die Kristalle aber auch etwas aus den centralen Enden der Strahlen ausströmen, so daß, wie oben geschildert, im Centrum ein großer, von Kristallen freier, heller, kreisrunder oder ovaler Fleck entsteht. Dieser Fleck wird aber nur sichtbar, wenn die Melanophoren exzentrisch gelagert sind, wie es in Fig. 77 und 78 der Taf. XI und Fig. 95 der Taf. XII der Fall ist. Die Zusammenballung tritt durch Zurückströmen der Kristalle mit dem Absterben der Zellen, wie bei den Melanophoren, regelmäßig ein und ist am deutlichsten ganz allgemein in der Hirnhaut zu beobachten, weil hier infolge der Eigenart des Objektes die gegen Druck äußerst empfindlichen Chromatophoren vor Druck geschützt sind. Selbstverständlich ist diese Verkürzung der Iridocytenstrahlen nur eine scheinbare, da ihr kanalisiertes Protoplasma unverkürzt im Gewebe liegen bleibt und die Kristalle in den Kanälen nur zusammenströmen, wie sich direkt beobachten läßt.

An diesen stark verkleinerten Iridocytensternen stellt man nun fest, daß bei den Verschiebungen der Guaninkristalle sowohl die Melanophoren als auch die Xanthophoren an Ort und Stelle in den Sternen liegen bleiben und nur ganz oder zum größten Teil von den Guaninkristallen isoliert werden. In den Fig. 77 und 78 der Taf. XI und Fig. 95 der Taf. XII mit zusammengeballten Guaninkristallen befanden sich die jetzt am Rande der stark reduzierten Sterne frei daliegenden Xanthophoren im Bereiche des angebreiteten Guaninsternes. Sehr anschaulich wird dieser Vorgang auch illustriert durch den Vergleich der Fig. 94 *a* und *b* der Taf. XII. Fig. 94 *a* zeigt den Iridocytenstern mit mäßig ausgebreiteten Guaninkristallen, während Fig. 94*b* denselben Stern 12 Stunden darauf mit zusammengeballter Kristallmasse vorführt. Die beiden Xanthophoren haben dabei in Fig. 94*b*

genau dieselbe Lage bewahrt, die sie in Fig. 94*a* besaßen; sie befinden sich jetzt fast frei am Rande des stark reduzierten Sternes. Hieraus scheint mit Sicherheit hervorzugehen, daß die heterochromen Einzelchromatophoren ihre Selbständigkeit bewahren und daß es sich in diesen sternförmigen Vereinigungen um einfache Anlagerung von Farbzellen und nicht um organisch zusammenhängende Verbindungen handelt. Auch habe ich niemals eine Vermengung der gelben und schwarzen Pigmentkörnchen unter sich oder mit den Guaninkristallen gesehen. Nur zwischen den Spalten der radiär angeordneten Iridocyten können Fortsätze der Melanophoren und Xanthophoren von der einen zu der andern Seite des Sternes vordringen. Es sei noch bemerkt, daß die Guaninkristalle sich noch weiter zentrifugal ausbreiten können, als die Ausbreitungsphase der Fig. 94*a* zeigt; auch das Melanin des Melanophors der Fig. 94*a* befindet sich nur in einem mittleren Expansionszustand.

Wie in Kapitel IV, 2 schon erwähnt, stellt man an dem lebensfrischen Objekt (Fig. 94 *a* und *b* der Taf. XII) leicht fest, daß die Guaninkristalle in radiären Reihen angeordnet und in den Kanälen so gestellt sind, daß der Längsdurchmesser der Kristalle parallel der Längsachse der Iridocytenstrahlen gerichtet ist; die Kanälchen, in denen die Kristalle strömen, sind allerdings als solche nicht zu erkennen.

V, B. 4. Iridocytensterne mit schwarz-roten Kombinationen, mit oder ohne Xanthophoren.

Da die Erythrophoren sich gelegentlich auch mit den sternförmigen Melanophoren kombinieren, wie oben geschildert, so kann es nicht befremden, daß man in den Iridocytensternen an Stelle eines einfachen Melanophoren auch dessen Kombination mit Erythrophoren antrifft. Das ist besonders der Fall in der Hirnhaut, es wurde aber auch in der äußeren Haut, besonders der Scheitelgegend, gelegentlich beobachtet. Im allgemeinen aber ist diese Erscheinung selten und wird nur hier und da gesehen. Einen einzelnen Erythrophor ohne Melanophor sah ich nur ein einziges Mal in der Mitte eines Iridocytensternes liegen. In Fig. 91 der Taf. XII ist ein größerer Iridocytenstern mit einigen Xanthophoren abgebildet. Nahe seiner Mitte liegt ihm ein Melanophor mit zusammengeballtem Pigment auf, von dessen linker Seite zahlreiche sich verzweigende, rote Erythrophorenäste ausstrahlen. Das Bild ähnelt mancher Figur der Taf. IX. Hier hat sich mithin eine schwarz-rote Kombination mit dem Iridocytenstern ver-

einigt. Auch die schon besprochene Fig. 94 *a* und *b* gibt ein ähnliches Beispiel. Die rote Pigmentmasse eines kleinen Erythrophoren ist zu einer kleinen Kugel zusammengeballt, welche mit dem centralen Melanophor eines typischen Iridocytensternes eng verbunden ist und in Fig. 94*b* oben am linken Rande des Melaninballens hervorragt. Gewöhnlich sind mit dieser Kombination auch noch ein bis mehrere Gelbzellen vereinigt, wie Fig. 91 und 94 dartun.

Diese Bildungen leiten über zu den eigentümlichen halbseitigen Vereinigungen von Iridocytenstern und schwarz-roter Kombination.

V, C. Halbseitige Vereinigungen von Iridocytensternen mit schwarz-roten Kombinationen.

Die Fig. 96 der Taf. XII liefert hierfür ein Beispiel. In der rechten Hälfte der Figur erkennen wir einen halben typischen Iridocytenstern, in welchem das Melanin des central gelegenen Melanophoren in sternförmig angeordneten, kurzen, wenig verzweigten Fortsätzen ausgebreitet ist. Die schwarzen Fortsätze verdecken und überragen zum Teil die Iridocytenstrahlen. Diese Hälfte enthält auch Xanthophoren, welche infolge der Ausbreitung des schwarzen Pigmentes aber nicht deutlich abgrenzbar sind; nur am Rande sieht man, daß das gelbe Pigment sich in mehreren Fortsätzen ausgebreitet hat, die zum Teil die Iridocytenstrahlen etwas überragen. In der linken Hälfte der Figur fehlen dagegen, wie abgeschnitten, die Iridocytenstrahlen und die Xanthophoren. Statt dessen findet man hier die Ausbreitung einer typischen schwarz-roten Kombination. Man sieht, daß vom Centrum lange, schmale, reich verzweigte, rote und schwarze Fortsätze ausgehen, die getrennt nebeneinander verlaufen. Sehr merkwürdig ist die verschiedene Beschaffenheit der schwarzen Fortsätze in der rechten und linken Hälfte der Figur, obwohl die schwarze Pigmentmasse im Centrum breit zusammenhängt und nur von einem großen Melanophoren auszugehen scheint. Die Kerne waren nicht deutlich zu unterscheiden.

Diese halbseitige Kombination von Iridocytenstern und schwarzroter Kombination habe ich einige Male angetroffen, sie sind aber recht selten. Bei zahlreichen Exemplaren habe ich sie vermißt, wenigstens sind sie mir in den untersuchten Hautstücken nicht aufgefallen. Ich habe davon aber noch bessere Beispiele, als das abgebildete, gefunden; da sich alle diese Bildungen in den frischen Präparaten aber schnell verändern, wurde leider der Zeitpunkt verpaßt, sie lebensfrisch abzubilden. Das dargestellte Beispiel ist aber noch charakteristisch genug, um eine deutliche Vorstellung davon zu geben.

VI. Kurze Zusammenfassung der Hauptresultate.

Die obigen Untersuchungen haben eine Fülle von neuen, merkwürdigen, für die Lehre von den Chromatophoren und dem Farbenwechsel wohl nicht unwichtigen Tatsachen ergeben, von denen ich in folgendem die hauptsächlichsten ganz in Kürze zusammenstellen will.

Die Melanophoren, Erythrophoren, Xanthophoren und Iridocyten besitzen ein kanalisiertes Protoplasma, in dessen Kanälen die Pigmentkörnchen und die Guaninkristalle infolge der abwechselnd erfolgenden Kontraktion und Erschlaffung der contractilen und dehnbaren protoplasmatischen Wandungen der Kanälchen strömt. Die Strömung und damit die Ausbreitung und Zusammenballung des Pigmentes kann, vor allem in den Melanophoren, sehr schnell, fast momentan erfolgen.

Die Melanophoren treten in zwei Haupttypen auf, großen, reich verzweigten Pigmentzellen mit langen, vielfach dichotomisch geteilten, schmalen Fortsätzen und kleinen sternförmigen mit kurzen, wenig verzweigten Strahlen. Die Xanthophoren besitzen ein feinkörniges gelbes Pigment und in ihrem Centrum je ein Xanthom bzw. Erythrom.

Die Erythrophoren gehen aus den Xanthophoren durch deren Umwandlung hervor, an dieser Umwandlung ist hauptsächlich das Erythrom des Xanthophoren beteiligt. Die größeren, frei liegenden roten Pigmentmassen ebenso wie die roten Pigmentmassen der Kombinationen setzen sich aus oft zahlreichen, meist nur locker miteinander verbundenen, abgerundeten Erythrophorenkörpern zusammen, von denen zahlreiche, feine, weit verzweigte Fortsätze ausgehen.

Die Chromatophoren sind ganz vorwiegend zu organähnlichen Vereinigungen zusammengelagert, den schwarz-roten und den sternförmigen Kombinationen, die fast ausschließlich die Färbung und den Farbenwechsel vermitteln.

An der Bildung der schwarz-roten Kombinationen beteiligen sich die reichverzweigten Melanophoren, seltener die sternförmigen, im Verein mit den Erythrophorenkonglomeraten; seltener ist die Vereinigung eines einzelnen Erythrophoren mit einem Melanophoren zu einem doppelzellenartigen Gebilde. Die Centralmasse der Erythrophorenkonglomerate ist höckerig und wird mehr oder weniger umgeben von dem melaninhaltigen Protoplasma des Melanophoren; hier und da können wohl auch mehrere Melanophoren daran teilnehmen. Die roten und schwarzen Fortsätze verlaufen meist getrennt voneinander; die roten Fortsätze können aber auch von dem melaninhaltigen Protoplasma der Melanophoren hülsenartig umflossen werden.

Eine Vermengung der roten und schwarzen Pigmentkörnchen findet dabei jedoch nicht statt.

Die Grundlage der sternförmigen Kombinationen bilden die in wechselnder Zahl in einer Ebene sternförmig zusammengelagerten Iridocyten. Die Iridocytensterne sind kombiniert mit Melanophoren und Xanthophoren, selten mit einer schwarz-roten Vereinigung. Gewöhnlich findet sich in der Mitte des Sternes ein Melanophor, während die Xanthophoren meist zu mehreren exzentrisch gelagert sind. Es wurden die mannigfachsten Zusammenstellungen beobachtet.

Die Funktion dieser beiden Farbstoffzellenkombinationen ist offenbar in erster Linie eine chromatische, das heißt die Hautfärbung beeinflussende. Die wechselnden Ausdehnungszustände besonders des schwarzen und roten Pigmentes sowie der Masse der Guaninkristalle müssen naturgemäß die Färbung in einer Weise beeinflussen, die man sich nach den Abbildungen der Tafeln leicht entwickeln kann. Die Xanthophoren verleihen dabei den irisierenden Sternen den unter der Lupe deutlich hervortretenden goldigen Schimmer. Die an sich für unser Auge unscheinbare Färbung unsrer Gobiiden steht dabei anscheinend in einem auffälligen Gegensatz zu den oben von mir beschriebenen, komplizierten und eigenartigen Farbzellenkombinationen. Man sucht vorläufig noch vergeblich nach einer Erklärung, warum gerade diesen Fischen so eigenartige Strukturen zukommen.

Ob diese Farbzellenkombinationen noch andre Funktionen auszuüben haben, läßt sich mit Sicherheit noch nicht sagen, ist aber nicht unwahrscheinlich.

Münster i. W., im Februar 1913.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen der Tafeln sind nach lebensfrischen, in physiologischer (0,75%iger) Kochsalzlösung liegenden, durch einen Wachsring unter dem Deckglas abgeschlossenen Präparaten angefertigt. Die Hautstücke, beziehungsweise die Schädeldecken der Scheitelgegend wurden den frisch getöteten Fischen entnommen und horizontal, mit der Schuppenseite nach oben, ausgebreitet. Die Abbildungen führen mithin Flächenansichten der horizontal ausgebreiteten Chromatophoren und Chromatophorenvereinigungen vor. Die Präparate entstammen 2½—8½ cm langen Exemplaren von *Gobius minutus* L. und *Gobius pictus* Malm. Wo in der Figurenerklärung nicht ausdrücklich *Gobius pictus* angeführt ist, wurden die Präparate *Gobius minutus* entnommen.

Tafel VIII.

Flächenansicht der mehr oder weniger mit ihrem Pigment ausgebreiteten schwarz-roten Chromatophorenvereinigungen.

Fig. 1—14. Aus der Rückenhaut des Rumpfes von *Gobius minutus*. Übersichtsbilder bei schwächerer, 102facher Vergrößerung (Leitz, Obj. 3, Ocul. 3, ganz ausgezogener Tubus). Fig. 5, 8, 10 und 14 sind besonders große Chromatophorenvereinigungen. In Fig. 5 haben sich drei Melanophoren einer größeren Erythrophorenvereinigung angelagert; links davon liegt eine aus drei Einzelzellen bestehende Erythrophorenvereinigung ohne Melanophor.

In Fig. 10 hat das schwarze Pigment begonnen centralwärts zurückzuströmen.

In Fig. 6 ist das rote Pigment unter das schwarze zurückgeflossen, so daß von ihm nur noch eine rote Kugel am unteren Rande des Melanophoren sichtbar ist. Auch aus den Fortsätzen des letzteren ist das Pigment schon zum größten Teil retrahiert.

Fig. 15 u. 16. Zwei mehr regelmäßig sternförmig ausgebreitete schwarzrote Vereinigungen aus der Scheitelgegend des Kopfes bei ein wenig stärkerer Vergrößerung.

Fig. 17—20. Schwarz-rote Chromatophorenvereinigungen bei stärkerer, 335—450facher Vergrößerung (Leitz, Obj. 7, Ocul. 1 bzw. Ocul. 3).

Fig. 17. Aus der Scheitelregion des Kopfes von *Gobius pictus*. Leitz, Obj. 7, Ocul. 3. Die roten Fortsätze sind vorwiegend auf der einen (linken) Hälfte, die schwarzen auf der andern (rechten) Hälfte ausgebreitet.

Fig. 18—20. Aus der Rückenhaut von *Gobius minutus*. Leitz, Obj. 7, Ocul. 1. In Fig. 18 begrenzen vier größere Erythrophoren eine centrale, lochartige, helle Lücke.

Fig. 19. In der Mitte des Centralteiles ein helles, pigmentfreies Loch. Die schwarzen Fortsätze sind hauptsächlich auf der rechten Hälfte ausgebreitet, die roten vorwiegend links.

Fig. 20. Die roten Fortsätze sind nach allen Seiten weit ausgebreitet, die schwarzen hauptsächlich in der linken Hälfte. Die Einzelkörper der roten Centralmasse treten nicht deutlich hervor.

Tafel IX.

Schwarz-rote Chromatophorenvereinigungen mit mehr oder weniger centralwärts zurückgeflossenem Pigment. Die Fig. 21—40 sind alle bei derselben, 430- bis 450fachen Vergrößerung (Leitz, Obj. 7, Ocul. 3) gezeichnet und zeigen demnach die verschiedenen Größenverhältnisse der schwarz-roten Vereinigungen.

Die Figuren 41—43 stellen Abschnitte der roten Fortsätze bei stärkster Immersionsvergrößerung dar.

Fig. 21 (rechts oben). Aus der Stirnhaut von *Gobius pictus*. Die roten Fortsätze sind ausschließlich auf die eine (obere) Hälfte beschränkt, die schwarzen finden sich vorwiegend in der andern (unteren) Hälfte. Das schwarze Pigment ist zum größten Teil centralwärts zurückgewandert; in einer Anzahl der Kanälchen der peripherischen Abschnitte der Fortsätze sind aber noch Pigmentkörnchenreihen liegen geblieben.

In den Fig. 22—27 ist das schwarze Pigment ganz oder fast ganz central-

wärts zurückgeflossen, während das rote in den gröberen Ästen der Erythrophoren noch reichlich enthalten ist. Die roten Äste strahlen von der centralen Masse nach allen Seiten radiär aus.

In Fig. 25 besteht die centrale schwarze Pigmentmasse aus zwei getrennten, etwas unregelmäßigen Klumpen, welche nur noch durch zwei sehr schmale Brücken verbunden werden.

In Fig. 26 ist die centrale schwarze Pigmentmasse sehr unregelmäßig.

Fig. 28. Das schwarze Pigment hat sich centralwärts völlig retrahiert und verdeckt fast ganz die centrale rote Masse, von welcher nur auf der einen Hälfte rote Fortsätze ausstrahlen. *Gobius pictus.*

Fig. 29. *Gobius minutus.* Das völlig retrahierte schwarze Pigment besteht aus drei Klumpen, welche nur durch eine schmale Brücke miteinander zusammenhängen.

Fig. 30. Das schwarze und das rote Pigment ist zu einem unregelmäßigen Klumpen zusammengeballt; das rote Pigment liegt in der einen Hälfte, das schwarze in der andern Hälfte der Vereinigung.

Fig. 31. Größere schwarz-rote Vereinigung mit völlig zusammengeballtem Pigment. Die Erythrophorenmasse befindet sich auf der einen Seite des Melanophoren und wird zum Teil von letzterem überdeckt. Aus der Scheitelhaut eines $8^1/_2$ cm langen *Gobius minutus.*

Fig. 32. Das schwarze und rote Pigment ist zusammengeballt; das rote Pigment ragt an zwei gegenüberliegenden Seiten aus dem schwarzen hervor. Aus demselben Präparat wie Fig. 31.

Fig. 33. Kleinere schwarz-rote Vereinigung mit fast ganz zurückgezogenem schwarzem und rotem Pigment. *Gobius pictus.* Das zusammengeballte schwarze Pigment ist sehr unregelmäßig begrenzt.

Fig. 34 u. 35. Aus der Rückenhaut von *Gobius minutus.* Das schwarze Pigment ist ganz, das rote fast ganz centralwärts zurückgeflossen. Der rote centrale Pigmentkörper wird von dem schwarzen ganz verdeckt und schimmert in Fig. 34 nur an zwei Stellen, in Fig. 35 an einer Stelle in der Mitte der schwarzen Scheibe durch.

Fig. 36. *Gobius pictus.* Schwarzes und rotes Pigment centralwärts völlig zurückgezogen.

Fig. 37. Schwarz-rote Chromatophorenvereinigung mit vollständig retrahiertem schwarzem und rotem Pigment. Das schwarze Pigment findet sich in zwei völlig getrennten Melanophoren. Die rote Pigmentmasse setzt sich aus sechs verschieden großen, zum Teil nur locker miteinander verbundenen Erythrophoren zusammen, zwischen denen eine viereckige, größere Lücke freigeblieben ist. Scheitelhaut eines 8 cm langen *Gobius minutus.*

Fig. 38. Aus der Scheitelhaut von *Gobius minutus.* Schwarz-rote Vereinigung mit vollständig retrahiertem Pigment. Das schwarze Pigment hat sich in zwei völlig voneinander getrennte Melanophoren zurückgezogen, zwischen denen ein abgerundeter, von den beiden Melanophoren zum Teil überlagerter Erythrophor frei vorliegt.

Fig. 39 u. 40. Drei kleine schwarz-rote Chromatophorenvereinigungen mit retrahiertem Pigment aus der Rückenflosse von *Gobius minutus.* Die rote Centralmasse ist nur klein, besteht aus einem (Fig. 40 oben) oder anscheinend zwei

(Fig. 39 und Fig. 40 unten) Erythrophoren, die am Rande des zugehörigen Melanophoren ganz oder fast ganz freiliegen.

Fig. 41. Ast eines Erythrophoren mit den feinen Endreisern bei starker, etwa 1000facher Vergrößerung (Zeiss, homogene Immersion 2,0 mm, Apert 1,30, Compensat.-Ocul. 8). Die kleinen roten Pigmentpartikelchen sind ausgesprochen reihenweise in radiären Reihen entsprechend den Kanälchen angeordnet. Dazwischen sind körnchenfreie, ein wenig breitere, diffus gelblich erscheinende, hellere, lineare Streifen sichtbar. Nach dem lebenden, in Körnchenströmung befindlichen Objekt gezeichnet. Hirnhaut von *Gobius minutus.*

Fig. 42. Stück eines sich verzweigenden Astes eines Erythrophoren, aus welchem die Körnchen centralwärts abwandern. Die Körnchen sind noch reichlich in den Kanälchen vorhanden; die hellen Streifen blaß gelblich gefärbt. Starke, etwa 1500fache Vergrößerung (Zeiss, homogene Immersion 2,0 mm, Apert. 1,40, Compensat.-Ocul. 12).

Fig. 43. Stück eines roten Astes von derselben Stelle, wie Fig. 40. Die Körnchen sind bis auf wenige aus den Kanälchen centralwärts abgewandert, so daß der Erythrophorenfortsatz beginnt, farblos und völlig unsichtbar zu werden. Auch das gelbliche Aussehen der schmalen, hellen Streifen zwischen den mit den Pigmentpartikelchen angefüllten Kanälchen ist verschwunden, so daß die Streifen ganz hell erscheinen. Die allmähliche Abwanderung der Körnchen wurde an dem lebenden Objekt der Fig. 41 und 42 direkt beobachtet. Vergrößerung wie in Fig. 42.

Tafel X.

Centralteile der roten und schwarz-roten Chromatophorenvereinigungen bei starker Immersionsvergrößerung. In den Fig. 44—48 sind von den Fortsätzen nur die centralen Teile gezeichnet. Fig. 49 stellt einen Hauptast mit seinen Verzweigungen dar.

Fig. 44. Aus sieben verschieden großen, kugeligen und zwiebelförmigen Einzelteilen bestehende Erythrophorenvereinigung. Die kugeligen Körper sind deutlich voneinander abgegrenzt und entsenden die radiär gestreiften Fortsätze, von denen nur der centrale Teil gezeichnet ist. *Gobius pictus.* Zeiss, homogene Immersion 2 mm, Apert. 1,30, Compensat.-Ocular 6.

Fig. 45. Die rote Masse besteht aus drei verschieden großen kugeligen Körpern, zwischen welche sich das schwarze Pigment erstreckt. Die obere Kugel wird ganz von Pigment umhüllt. Die roten und die schwarzen Pigmentfortsätze verlaufen getrennt voneinander. *Gobius minutus.* Zeiss, homogene Immersion 2 mm. Apert. 1,40, Compens.-Ocul. 8.

Fig. 46. Die rote Masse besteht aus fünf abgerundeten, kugeligen, zusammenhängenden Körpern, welche zum größten Teil von einer dünnen, schwarzen Pigmentlage umflossen sind. Die roten und schwarzen Fortsätze verlaufen rechts und unten getrennt und meist nebeneinander. Links und oben dagegen werden die roten Fortsätze der Erythrophoren ringsherum umgeben von einer dünnen, hülsenartigen Wandung mit schwarzem Pigment, so daß die rote Pigmentmasse vollständig von der schwarzen umschlossen ist; streckenweise fehlen infolge von Abwanderung die schwarzen Pigmentkörnchen in der Hülsenwand. Eine Vermengung der schwarzen und roten Körnchen findet aber nicht statt. Vergrößerung wie in Fig. 45.

Fig. 47. Die etwa viereckige centrale Pigmentmasse läßt drei zusammenhängende Streifen erkennen. Links ist das schwarze Pigment angehäuft. In der Mitte liegt eine Reihe von anscheinend verschmolzenen roten Höckern unbedeckt vor. Rechts werden fünf, mehr locker aneinandergereihte, rote Kugeln zum Teil von einem dünnen Überzuge schwarzen Pigmentes bedeckt. Die beiden oberen Erythrophoren sind von der übrigen roten Masse durch eine unregelmäßige helle Lücke getrennt, in welcher sich schwarze Pigmentkörnchen befinden. Es macht den Eindruck, als ob diese Kugeln in förmlichen dünnwandigen, vom Melanophoren gebildeten Kapseln liegen, von deren Wandung sie sich etwas zurückgezogen haben. Vielleicht ist das letztere durch Schrumpfung geschehen, da das Präparat einige Tage in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglase gelegen hatte. Das rote Pigment ist bis auf zwei isoliert verlaufende Fortsätze fast vollständig retrahiert. *Gobius minutus.* Vergrößerung wie in Fig. 45.

Fig. 48. Längliche, unregelmäßige, schwarzrote Pigmentmasse, von welcher zahlreiche schwarze und einige rote Fortsätze ausgehen; schwarze und rote Fortsätze verlaufen völlig voneinander getrennt, meist nebeneinander. Die rote Pigmentmasse besteht anscheinend aus neun abgerundeten, verschieden großen Erythrophoren, zwischen welche das schwarze Pigment, das auch die rote Pigmentmasse ringsherum fast ganz umzieht, zum Teil eingedrungen ist. Hier und da überdeckt ein dünner, schwarzer Pigmentüberzug einen Teil der roten Kugeln. Aus der Rückenhaut von *Gobius minutus.* Vergrößerung wie in Fig. 45.

Fig. 49. Dicker, reich verzweigter Fortsatz einer größeren schwarz-roten Chromatophorenvereinigung. Der Inhalt des Stammes und der gröberen Äste wird von rotem Pigment gebildet, welches von einer dünnen, häufig unterbrochenen Lage schwarzer Pigmentkörnchen oberflächlich ringsherum hülsenartig umgeben wird. Das Innere der roten Masse ist frei von Melaninkörnchen. In die dünnen Verzweigungen der schwarzen Fortsätze erstreckt sich das rote Pigment nicht mehr hinein. Vgl. Fig. 46 links. *Gobius minutus.* Zeiss, homogene Immersion 2 mm, Apert. 1,30, Compensat.-Ocular 12.

Tafel XI.

Sternförmige Vereinigungen von Iridocyten, Melanophoren und Xanthophoren. Die Fig. 50—59 sind bei schwächerer, 102facher Vergrößerung (Leitz, Obj. 3, Ocul. 3, Tubus ganz ausgezogen), die Fig. 60—80 bei der gleichen, stärkeren, 430—450fachen Vergrößerung (Leitz, Obj. 7, Ocul. 3) gezeichnet.

Fig. 50—59. Übersichtsbild von einer Anzahl sternförmiger Kombinationen in natürlicher, gegenseitiger Zusammenlagerung bei schwacher, 102facher Vergrößerung. Aus der Scheitelhaut von *Gobius minutus.* Alle Xanthophoren besitzen ein Erythrom. In Fig. 50 und 57 ist der Stern ein wenig länglich. In den Sternen der Fig. 51, 55, 56, 57 und 59 befinden sich an dieser Stelle zufällig je zwei Melanophoren. In den Fig. 52 und 59 stoßen zwei Sterne dicht aneinander. In allen Sternen sind ein bis fünf Xanthophoren enthalten; nur der eine Stern rechts in Fig. 52 besteht nur aus dem Iridocytenkranz und einem centralen Melanophor. Die hellen Flecken an den peripherischen Enden des strahlenförmigen Iridocyten entsprechen den Kernen dieser Zellen.

Fig. 60—74. Aus der Haut von *Gobius minutus* (außer Fig. 62).

Fig. 60. Einfacher, von sieben etwas unregelmäßigen Strahlen gebildeter Iridocytenstern ohne andre Chromatophoren. Stirnhaut von *Gobius minutus.*

Fig. 61. Siebenstrahliger Iridocytenstern mit centralem, großem Xanthophor.

Fig. 62. Kleiner Iridocytenstern mit von Chromatophoren freiem Centrum und drei exzentrisch gelagerten Xanthophoren, von denen der obere mit einem Erythrom, die beiden unteren mit einem Xanthom versehen sind. *Gobius pictus.*

Fig. 63. Achtstrahliger Iridocytenstern mit einem centralen Xanthophor und einem etwas exzentrisch gelagerten Melanophor.

Fig. 64—73. Verschieden große, von verschieden zahlreichen Iridocytenstrahlen gebildete Sterne mit centralem Melanophor und einem bis fünf exzentrisch gelagerten Xanthophoren. In den letzteren wie in den Melanophoren ist das Pigment centralwärts zusammengeballt; nur in Fig. 71 und 73 ist Melanin noch in den centralen Abschnitten der Fortsätze enthalten. In den Fig. 70 und 71 befindet sich neben den Hauptsternen noch ein kleiner Nebenstern ohne Melanophor, aber mit einem bis zwei Xanthophoren.

Fig. 74—76. Aus der lebensfrischen Hirnhaut von *Gobius pictus.* Drei nur von Iridocyten und Melanophoren gebildete Kombinationen. Die Iridocyten sind breit keilförmig mit deutlichem, hellem Kernfleck. Fig. 76 besitzt zwei exzentrisch gelagerte Melanophoren.

Fig. 77 u. 78. Zwei Chromatophorenvereinigungen aus der Hirnhaut von *Gobius minutus.* Aus einem Präparat, welches 24 Stunden unter dem Deckglas in physiologischer Kochsalzlösung gelegen hatte. Die Masse der Guaninkristalle ist in den strahlenförmigen Iridocyten zusammengeflossen, so daß die strahlenförmigen Iridocyten in ihrer sichtbaren Zellmasse um zwei Drittel verkürzt erscheinen. Infolgedessen ist in der Mitte des Sternes auch ein größerer, heller Raum entstanden, so daß die Chromatophorenvereinigung ein mehr kranzförmiges Aussehen erhalten hat; in Fig. 77 ist die Anordnung der Iridocyten in dem Kranz etwas unregelmäßig. In der Nähe des Kranzes der Fig. 77 liegen zwei, der Fig. 78 eine Gelbzelle, welche vorher bei völliger Ausdehnung der Guaninkristalle von den Iridocyten bedeckt war. Fig. 77 besitzt einen exzentrischen Melanophor, Fig. 78 deren zwei.

Fig. 79. Aus der Haut von *Gobius minutus.* Vielstrahliger Iridocytenstern, in der Mehrzahl der Iridocyten ein deutlicher heller Kernfleck. Zwei verschieden große Melanophoren sind exzentrisch gelagert, so daß die etwas erweiterte, helle Mitte der Sternes frei sichtbar ist. Drei exzentrische Xanthophoren.

Fig. 80. Aus der Haut von *Gobius minutus.* In dem centralen Melanophor und in den teilweise überlagerten Xanthophoren ist das Pigment noch zum Teil ausgebreitet.

Tafel XII.

Die Fig. 81—91 sind bei derselben, 430—450fachen Vergrößerung (Leitz, Obj. 7, Ocular 3) gezeichnet.

Fig. 81. Situationsbild aus der Haut eines jungen, $2^1/_2$ cm langen *Gobius minutus.* Iridocytensterne noch unvollkommen ausgebildet. Zahlreiche Xanthophoren mit zum Teil aus ihrem Erythrom emanierten roten Pigmentkörnchen. Vier verschieden große Melanophoren mit retrahiertem Pigment.

Fig. 82. Aus der Haut desselben Fisches, wie Fig. 81. Entstehung der Erythrophorenvereinigungen und der schwarz-roten Kombinationen. Sechs Xanthophoren sind mit ihrem Erythrom einander genähert und an einen Melano-

phor herangerückt; unterhalb liegt ein noch in Bildung begriffener Iridocytenstern, der andrer Chromatophoren noch entbehrt.

Fig. 83—85 Entstehung einer Erythrophorenvereinigung aus drei Xanthophoren. In Fig. 83 und 84 ist die eine Zelle noch deutlich als Gelbzelle kenntlich, die mit ihrem Erythrom an zwei andre, schon in kleine Erythrophoren umgewandelte Zellen herangerückt ist.

Fig. 85 zeigt die Zusammenlagerung von drei jungen Erythrophoren. Aus der Haut eines kleinen Exemplars von *Gobius pictus.*

Fig. 86 u. 87. Zwei sehr große Xanthophoren mit großem Erythrom aus der Hirnhaut eines *Gobius minutus.* Die gelben Pigmentkörnchen sind centralwärts zusammengeballt.

Fig. 88. Melanophor mit retrahiertem schwarzem Pigment. An seiner einen Seite ragt das Erythrom einer Gelbzelle hervor, von welchem in den noch gelben Zellkörper rote Pigmentkörperchen ausströmen. Aus der Hirnhaut von *Gobius minutus.*

Fig. 89 u. 90. Zwei schwarz-rote Chromatophorenvereinigungen aus der Hirnhaut eines $4^1/_2$ cm langen *Gobius pictus.* Die Melanophoren sind sternförmig; das Pigment ist zum Teil aus den Fortsätzen centralwärts gewandert. In Fig. 89 ragt an einer Stelle des Melanophors ein einfacher Erythrophor mit seinen Fortsätzen, gleich einer Flamme, hervor. In Fig. 90 hat sich ein anscheinend auch nur einfacher Erythrophor mehr in das Innere des Melanophors eingelagert und entsendet aus diesem halbseitig seine roten Fortsätze. In beiden Zellen würde es sich um eine schwarz-rote Doppelzelle handeln.

Fig. 91. Kombination eines Iridocytensternes mit einer schwarz-roten Chromatophorenvereinigung. Der Melanophor mit fast ganz retrahiertem Melanin befindet sich ein wenig exzentrisch in dem Iridocytenstern. An der linken Seite des Melanophors strahlen zahlreiche Fortsätze eines Erythrophors aus, dessen centrale Masse von Melanin verdeckt wird. Rechts, zum Teil im Bereich des Iridocytensternes, drei Xanthophoren. Aus der Scheitelhaut von *Gobius minutus.*

Fig. 92 u. 93. Zwei Xanthophoren mit in den dünnen Fortsätzen zum Teil ausgebreiteten Pigmentkörnchen bei stärkerer Vergrößerung (Zeiss, homogene Immersion 2 mm, Apert. 1,30, Compensat.-Ocular Nr. 6). Man erkennt in beiden Figuren die feinen Pigmentkörnchen. In Fig. 92 strömen von dem Erythrom die roten Pigmentkörnchen aus. Der Xanthophor der Fig. 93 besitzt ein Xanthom.

Fig. 94 *a* u. *b*. Zur Illustrierung der Strömung der Guaninkristalle in den Iridocyten eines Iridocytensternes.

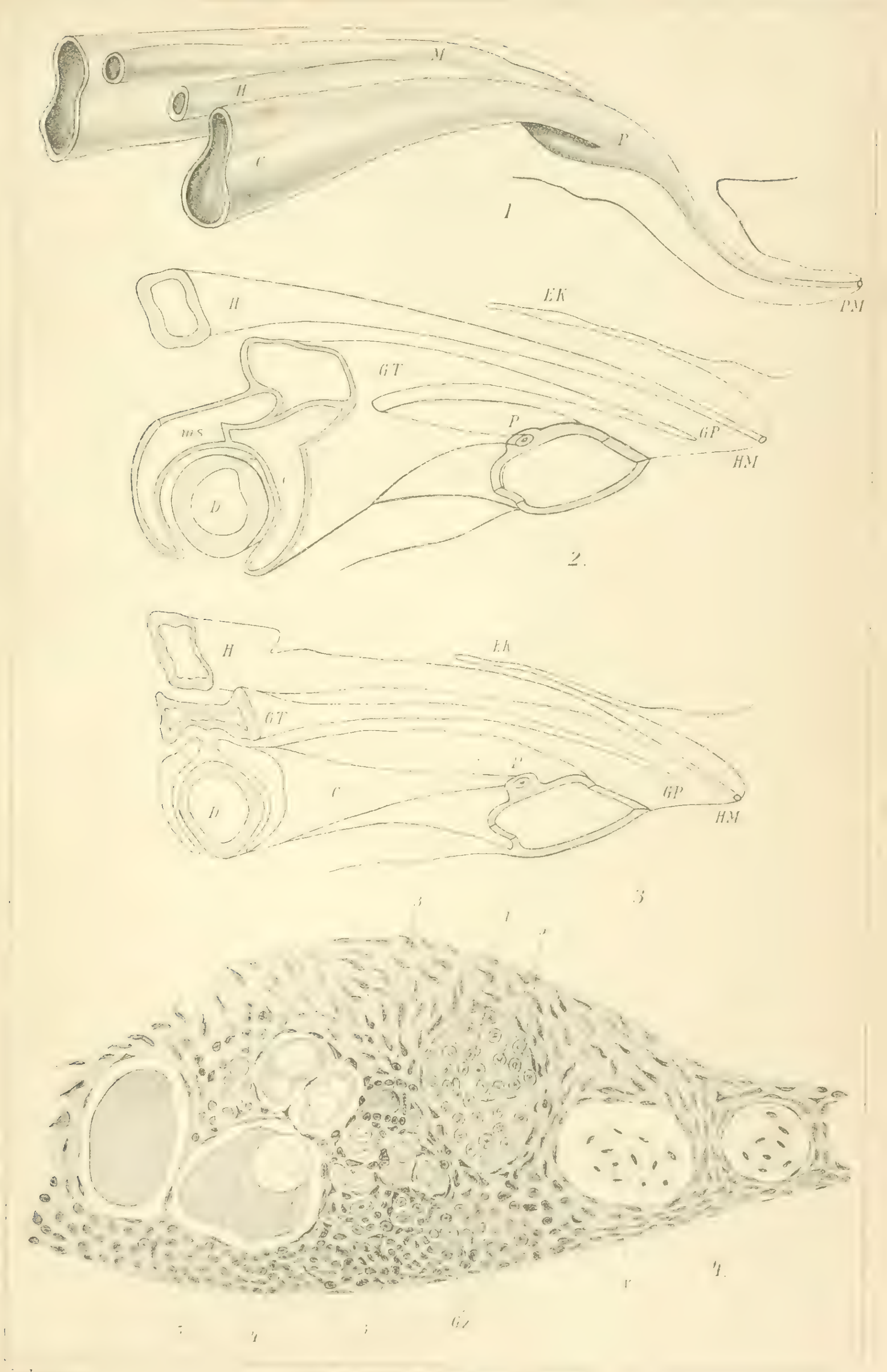
Fig. 94*a*. Ganz frisch in physiologischer Kochsalzlösung untersucht. Die länglichen Guaninkristalle sind mit ihrer Längsachse parallel dem Langsdurchmesser der Iridocytenstrahlen in den letzteren centrifugal ausgeströmt. Das Melanin ist aus der peripherischen Hälfte der Fortsätze des sternförmigen Melanophoren, die sonst die Iridocyten überdecken würden, bereits centralwärts zurückgeströmt. Die beiden Kerne, die Sphäre und die Reihen der Melaninkörnchen in den Radiärkanälchen der Zelle deutlich. Mit dem Melanophoren ist ein einfacher kleiner Erythrophor verbunden, dessen Pigment sich zu einer Kugel völlig zurückgezogen hat, die durch das dunkle Pigment als leuchtend roter Punkt durchscheint. Mit dem Stern sind außerdem noch zwei Xanthophoren vereinigt mit kugelig retrahiertem gelbem Pigment und großem Erythrom.

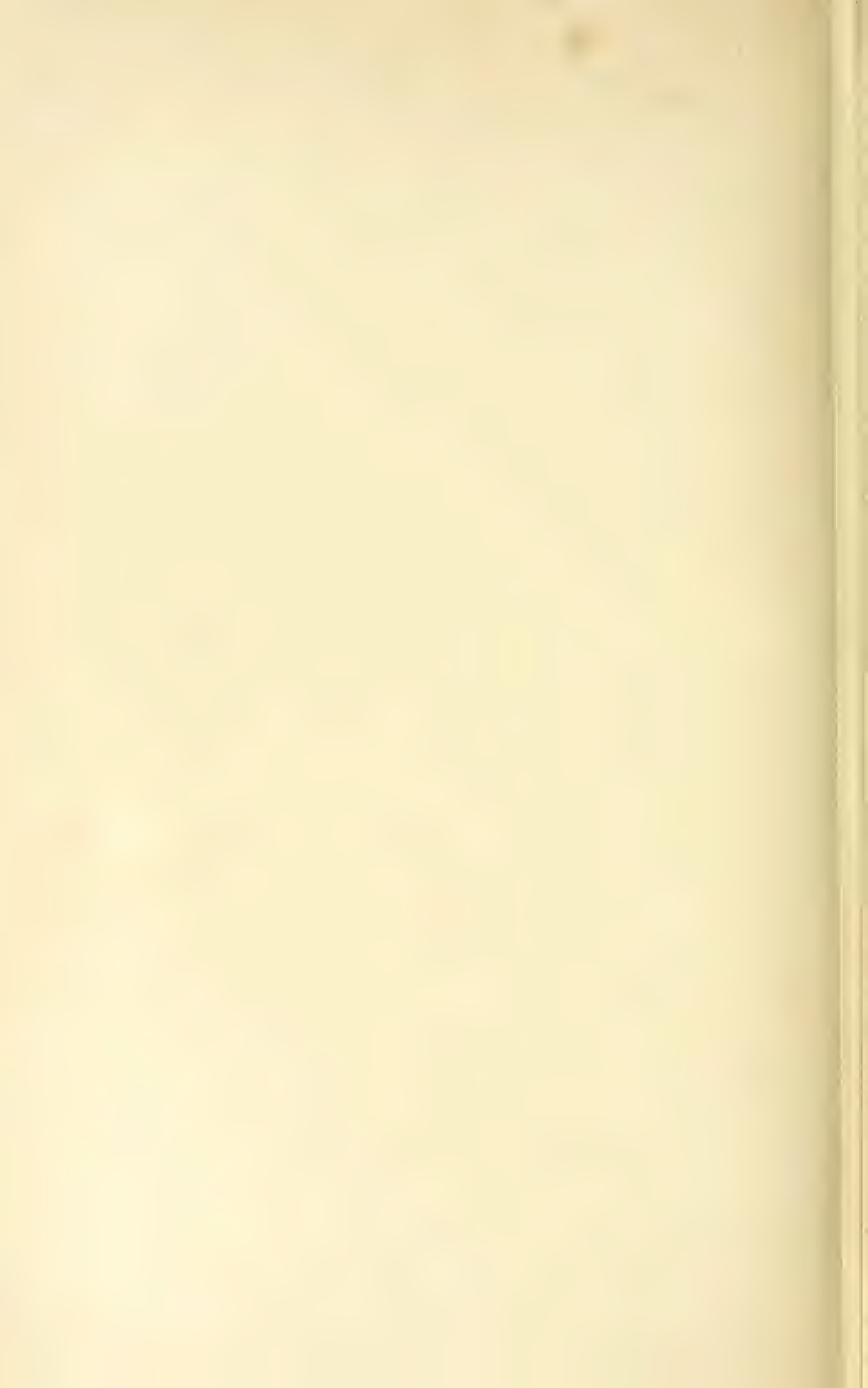
Fig. 94*b* stellt denselben Chromatophorenstern bei gleicher Vergrößerung dar, nachdem das Präparat 12 Stunden eingestellt unter dem Deckglas in physiologischer Kochsalzlösung gelegen hatte. Die Guaninkristalle sind in das centrale Drittel der strahlenförmigen Iridocyten zurückgeströmt, so daß der sichtbare Teil der Iridocyten wesentlich verkürzt und der Durchmesser des ganzen Sternes auffällig verkleinert ist. Dadurch sind die beiden Xanthophoren zum Teil frei geworden und liegen jetzt ganz an der Peripherie des reduzierten Iridocytensternes. Auch das Melanin des Melanophoren ist zu einem kreisrund begrenzten, centralen Körper zurückgeströmt, so daß dadurch der kleine Erythrophor frei sichtbar geworden ist. Am lateralen Rand der Erythrophorenkugel sind noch einige Melaninkörnchen liegen geblieben. Aus der Hirnhaut von *Gobius minutus* (Zeiss, Obj. 7, Ocular 3).

Fig. 95. Sehr großer Iridocytenstern mit drei exzentrisch gelagerten Melanophoren und vier Xanthophoren, von denen der eine sich in der Nähe der Sternmitte befindet. Der Innenraum des Sternes ist durch Zurückweichen der Guaninkristalle stark erweitert, so daß diese Chromatophorenvereinigung mehr kranz- oder rosettenartig aussieht. Ein Iridocyt ist ein wenig aus der Reihe centralwärts verlagert. Aus der Scheitelhaut von *Gobius minutus*. Leitz, Obj. 7, Ocular 1.

Fig. 96. Kombination eines Iridocytensternes mit einer schwarz-roten Chromatophorenkombination, wobei die eine Hälfte einen Stern, die andre Hälfte eine typische schwarz-rote Verästelung darstellt. Rechts ist der Melanophor, dessen Pigment zum größten Teil in die Peripherie ausgeströmt ist, sternförmig gebildet und der Hälfte eines Iridocytensternes aufgelagert. Damit vereinigt sind Xanthophoren, deren Hauptmasse aber durch den Melanophoren verdeckt wird, so daß man nur an der Peripherie gelb gefärbte Fortsätze erkennt. In der linken Hälfte fehlen Iridocytenstern und Xanthophoren. Dafür wird diese ausschließlich gebildet von zahlreichen, langen, roten Ästen einer mit dem Melanophor vereinigten Erythrophorenmasse, ebenso hat der Melanophor im Bereich dieser Hälfte lange, reich verzweigte Pigmentfortsätze entwickelt. Aus der Hirnhaut von *Gobius minutus*. Leitz, Obj. 7, Ocular 1.

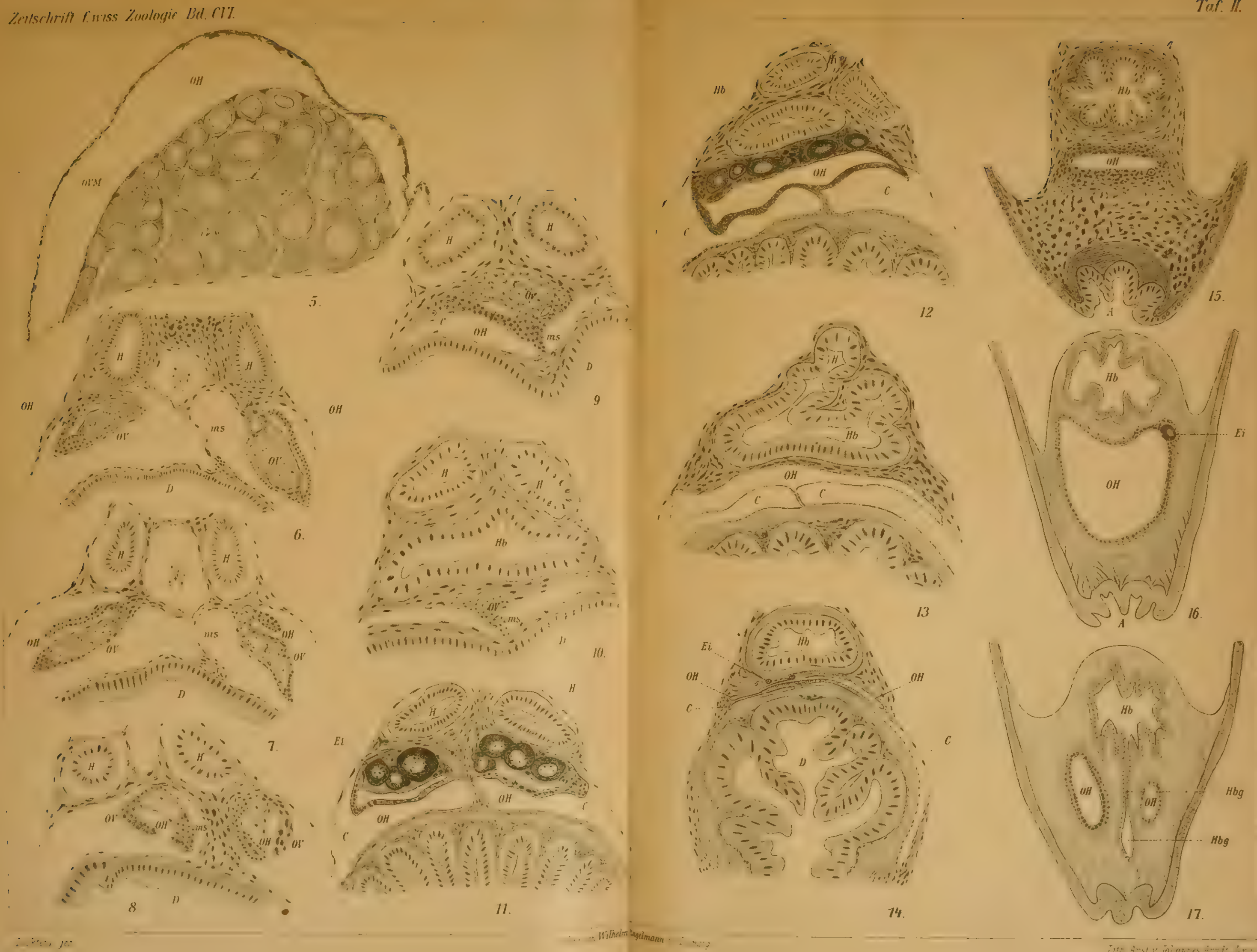
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


M
H
C
P
1
PM
H
EK
GT
ms
P
GP
HM
D
2.
H
EK
GT
P
C
D
GP
HM
3
4.
Gz





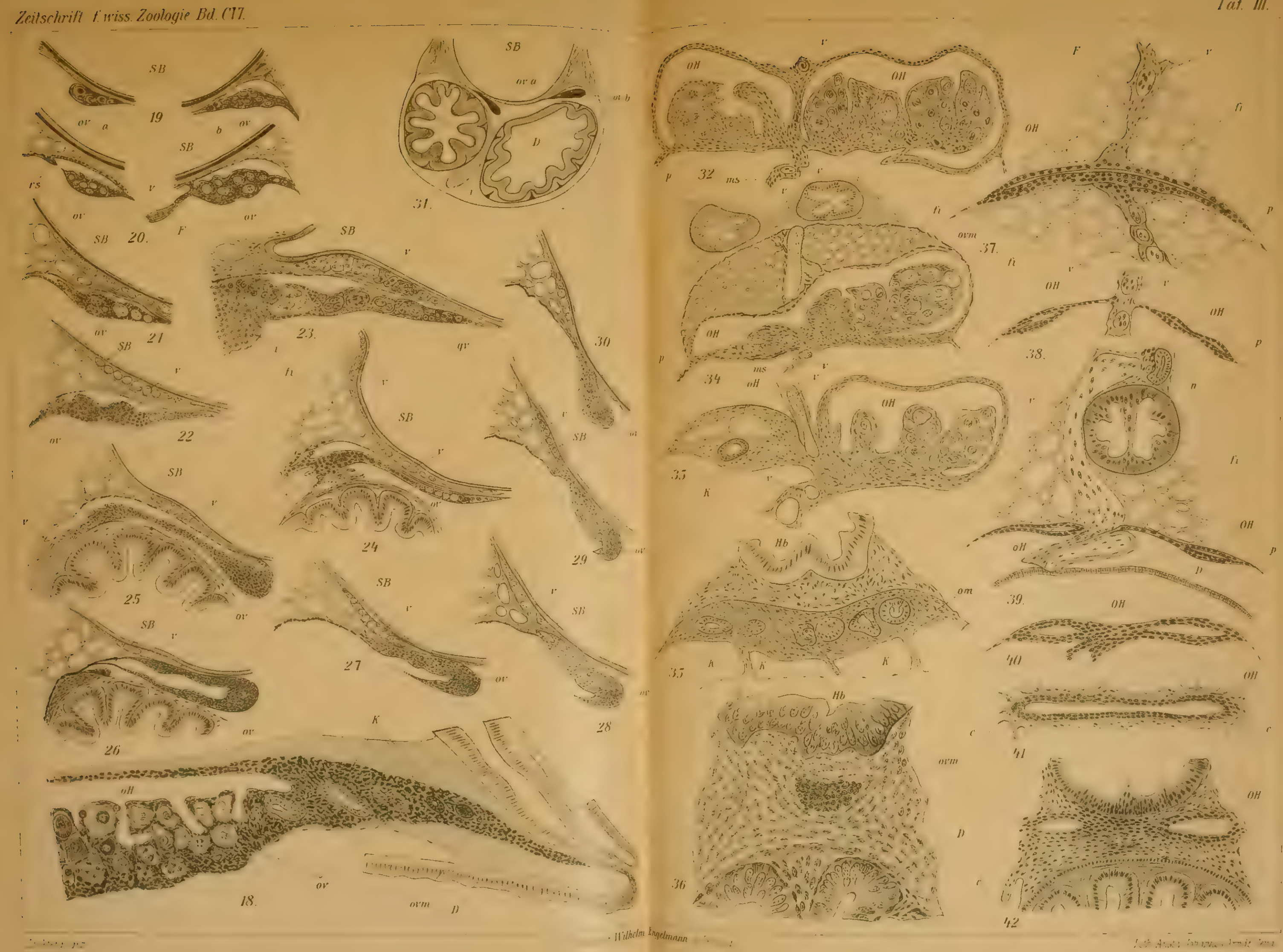



OH
OVM
5.
H
H
OV
ms
OH
C
D
9
OH
H
OH
ms
OV
OV
D
6.
H
H
OH
OV
ms
OH
OV
D
7.
H
H
OV
OH
ms
OH
OV
D
8
H
H
Hb
OV
ms
D
10.
Ei
H
H
OH
OH
C
11.
Hb
OH
C
C
12
H
Hb
OH
C
C
13
Ei
Hb
OH
OH
C
D
C
14.
Hb
OH
A
15.
Hb
Ei
OH
A
16.
Hb
OH
OH
Hbg
Hbg
17.





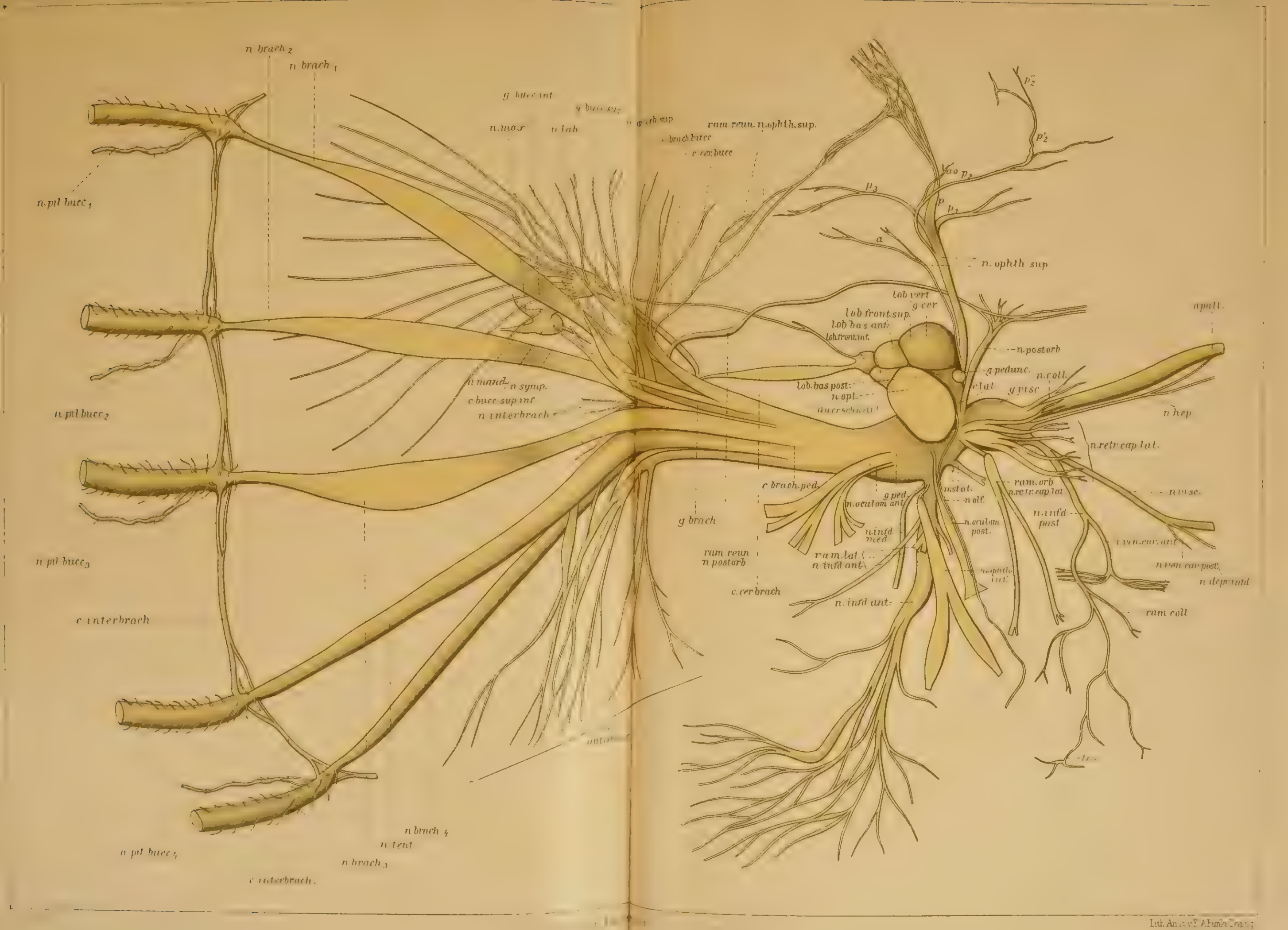











n brach 2
n brach 1
n. pil bucc 1
n pil bucc 2
n pil bucc 3
c interbrach
n pil bucc 4
c interbrach.
n brach 3
n tent
n brach 4
n. max
n lab
rum reun. n. ophth. sup.
n mand.
n symp.
c bucc sup inf
n interbrach
g brach
rum reun
n postorb
c. cer brach
lob vert
g cer
lob front. sup.
lob bas ant.
lob front. inf.
lob. bas post.
n opt.
n. postorb
g pedunc.
n. coll.
g visc
n pall.
n hep
n. retr cap lat.
n visc.
ram. orb
n. retr cap lat
n. infd post
n. oculom post.
n stat.
n olf.
n. oculom ant
g ped.
c brach. ped.
n. infd med
ram. lat
n infd ant.
n. infd ant.
ram coll
n depr intd
n. ophth sup
p3
p2
p'2
p''2
p1
a













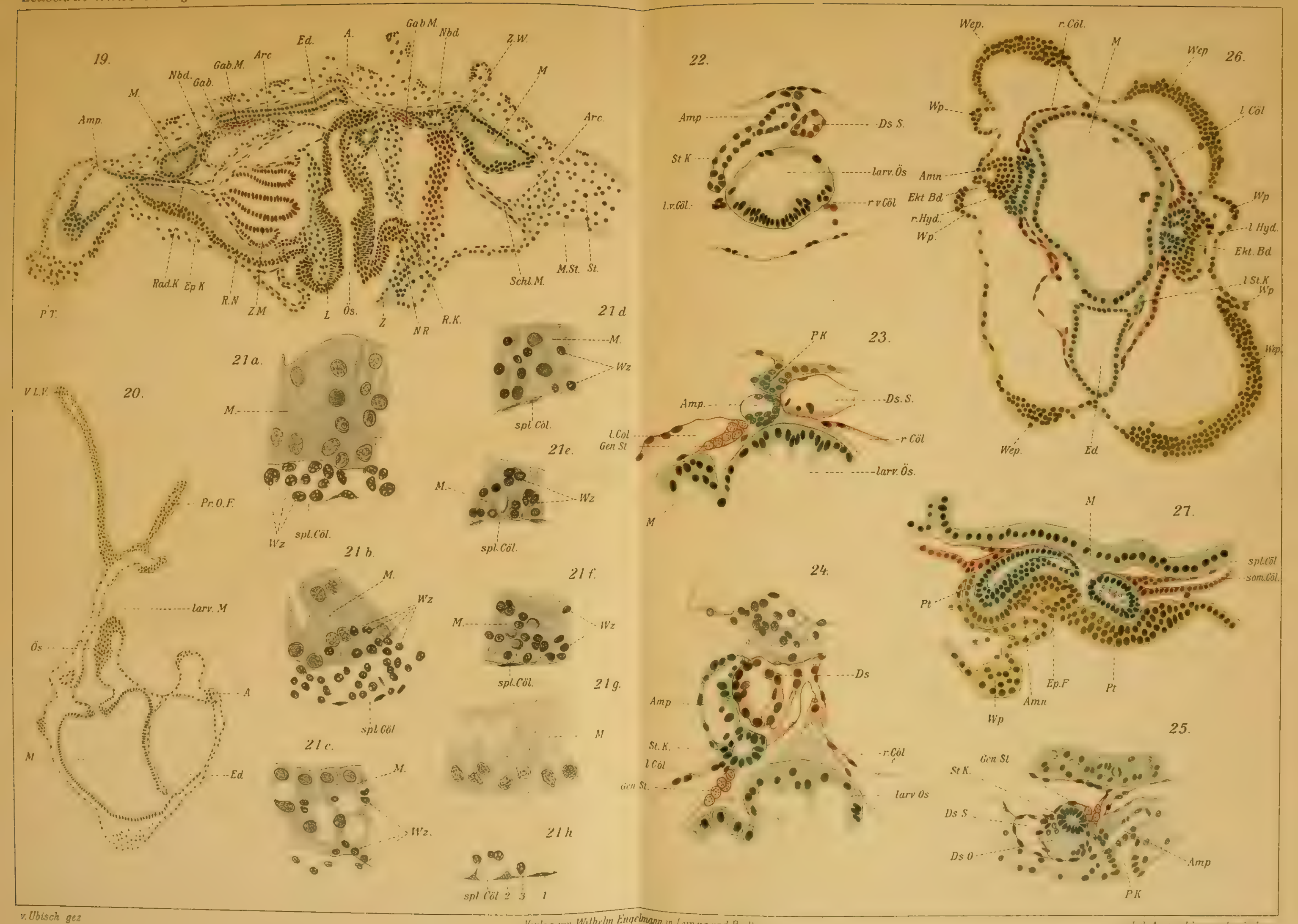










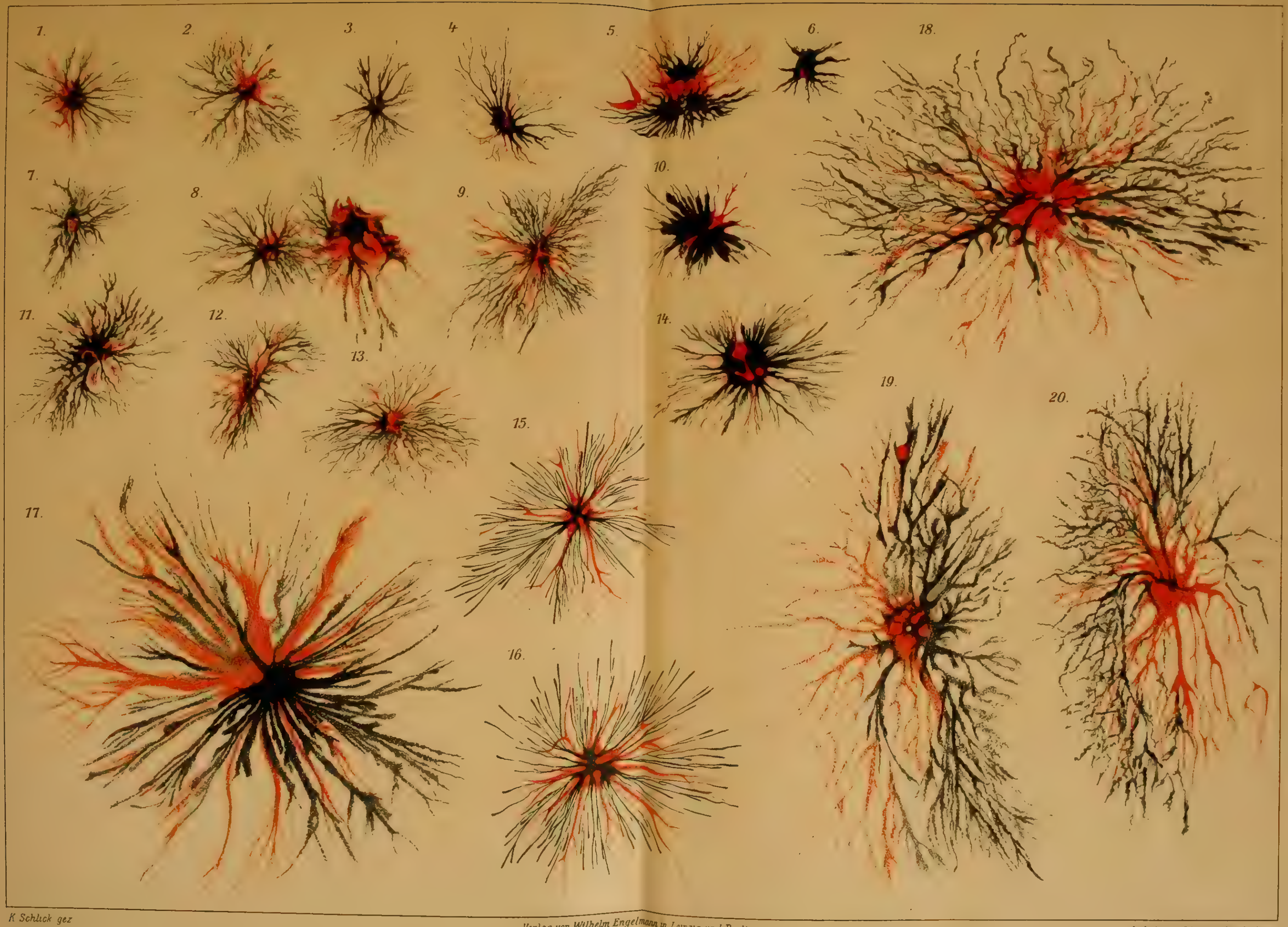


v. Ubisch gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena









K Schlick gez
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin
Lith Anst v Johannes Arndt, Jena









K. Schlick gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena





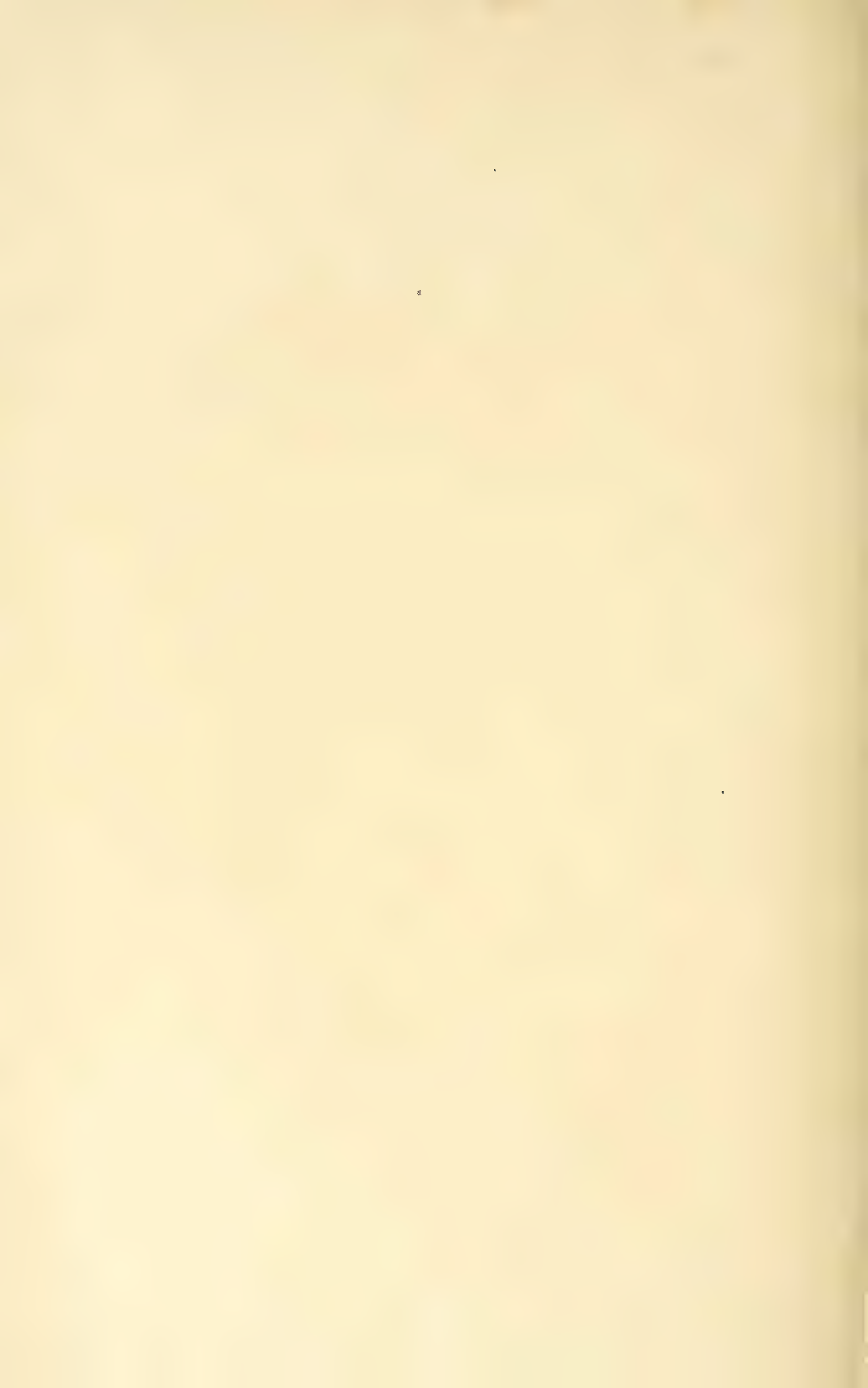




K. Schlick gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.







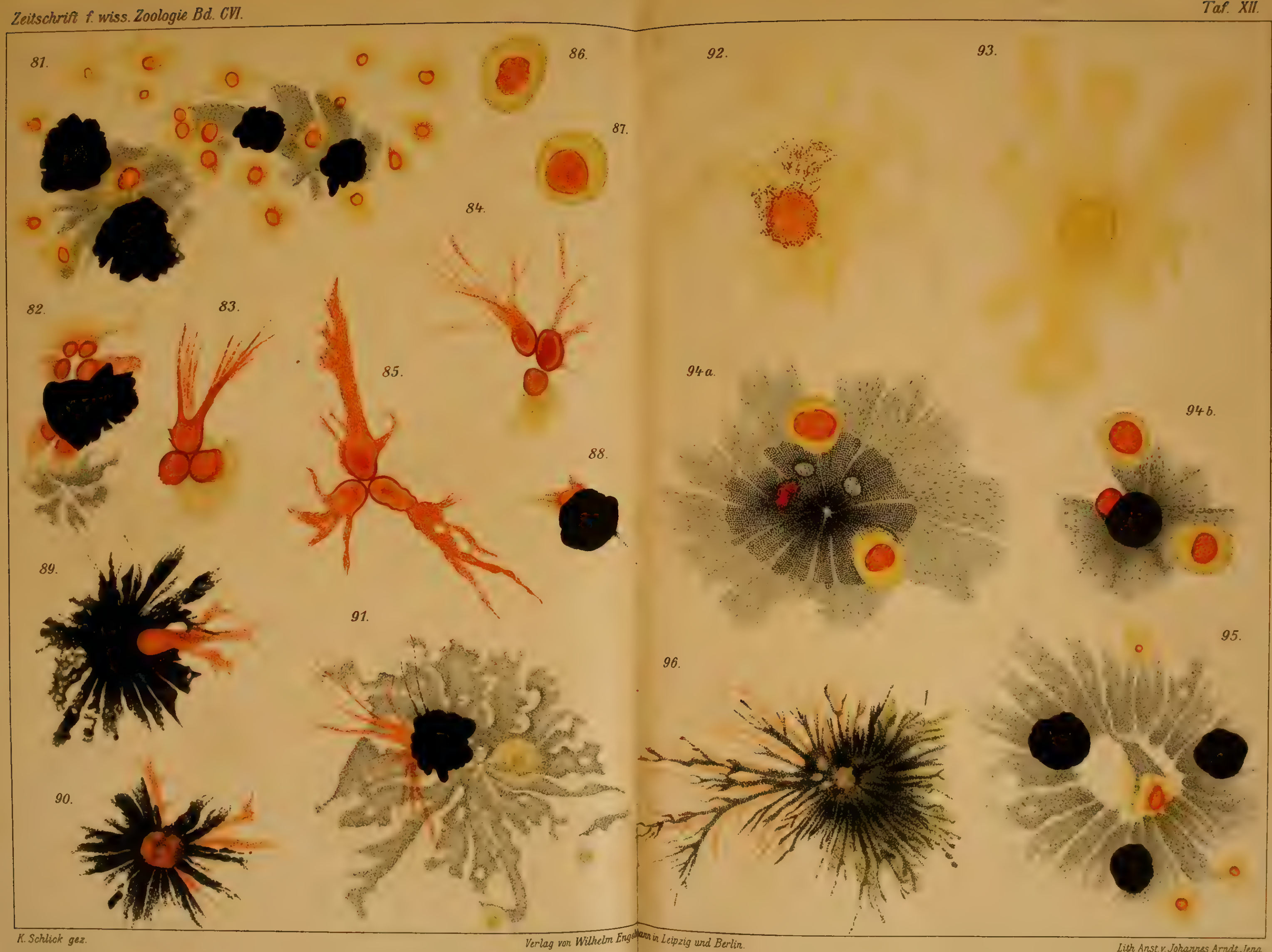


K. Schlick gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.









K. Schlick gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena







